



# **Universidad Nacional Mayor de San Marcos**

**Universidad del Perú. Decana de América**

Dirección General de Estudios de Posgrado

Facultad de Ciencias Biológicas

Unidad de Posgrado

## **Resolución taxonómica y filogenia del género *Oecomys***

**Thomas 1906 (Cricetidae: Sigmodontinae:**

***Oryzomyini*) de la Amazonia occidental, con énfasis en**

**el grupo *Oecomys* bicolor**

### **TESIS**

Para optar el Grado Académico de Magíster en Zoología con  
mención en Sistemática y Evolución

### **AUTOR**

María Fernanda MENAJOVSKY BONIFAZ

### **ASESOR**

Víctor Raúl PACHECO TORRES

Lima, Perú

2018

## AGRADECIMIENTOS

A mi madre, por estar en cada etapa de mi vida y apoyándome en siempre en cada paso para lograr mis metas.

Al Dr. Víctor Pacheco, por los consejos, paciencia y asesoramiento para cumplir el presente trabajo.

A mis amigos y compañeros del Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos por el apoyo y ayuda en diversos momentos del desarrollo de mi trabajo.

A los proyectos que hicieron posible el presente trabajo de tesis, mediante especímenes y financiamiento: “Caracterización molecular de roedores reservorios de enfermedades emergentes en la región amazónica y modelamiento de su distribución para la identificación de áreas de alto riesgo: caso hantavirus” con Convenio de Adjudicación N°096-2014-FONDECYT-DE suscrito entre el Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica (FONDECYT – CONCYTEC) y la Universidad Nacional Mayor de San Marcos; Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) CRN3076, financiado por US National Science Foundation (Grant GE0-1128040) y Travel Grants of World Wildlife Fund Peru: TD 10 - TD 16, TD 96-TD 99, TE 01 y TE 02.

A Pablo Moreno del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés - Escuela Politécnica Nacional (EPN), Quito, Ecuador; a Santiago Burneo del Museo de Zoología QCAZ - Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito, Ecuador y a Jorge Brito del Instituto Nacional de Biodiversidad, Quito, Ecuador por facilitar permisos y acceso a las respectivas colecciones.

## Resumen

*Oecomys* es un género de roedores sigmodontinos compuesto por 17 especies distribuidas en un amplio territorio en Centro y Sud América, el género muestra una diversidad compleja en evaluaciones morfológicas y moleculares. Dentro del género *Oecomys* la especie *Oecomys bicolor* es reconocida morfológicamente con relativa facilidad; sin embargo, se ha reportado variaciones individuales, en tamaño y color, de distintas poblaciones que sugieren la existencia de un complejo de especies. En el presente estudio se puso un énfasis especial en individuos de *Oecomys bicolor* presentes en la Amazonia occidental de Sud América debido a su gran variabilidad poblacional y los estudios escasos en la región. Los resultados mostraron variabilidad dentro de la especie, mediante análisis morfológicos de las poblaciones de Ecuador y Perú. Los estudios moleculares (secuenciamiento del gen mitocondrial cyt-b) apoyaron dichas diferenciaciones. A través de estos resultados se comprobó la presencia de una especie nueva identificada en el sur de Perú previamente identificada como *Oecomys bicolor*.

Palabras clave: Oryzomyini, Perú, Ecuador, Brasil

## Abstract

*Oecomys* is a genus of sigmodontine rodents composed of 17 species distributed in a large territory in Central and South America, the genus shows a complex diversity in morphological and molecular evaluations. Within the genus *Oecomys* the species *Oecomys bicolor* is recognized morphologically with relative ease; however, individual variations, in size and color, of different populations suggesting the existence of a species complex have been reported. In the present study, a special emphasis was placed on individuals of *Oecomys bicolor* present in the Western Amazon of South America due to its great population variability and scarce studies in the region. The results showed variability within the species, through morphological analysis of the populations of Ecuador and Peru. Molecular studies (sequencing of the mitochondrial cyt-b gene) supported these differentiations. Through these results, the presence of a new species identified in the south of Peru previously identified as *Oecomys bicolor* was confirmed.

Key words: Oryzomyini, Peru, Ecuador, Brazil

## INDICE GENERAL

Resumen

Abstract

1.	Introducción.....	1
2.	Antecedentes.....	4
2.1	Taxonomía y sistemática .....	4
2.2	Composición del género <i>Oecomys</i> .....	5
2.3	Filogenia del género <i>Oecomys</i> .....	5
2.4	<i>Oecomys</i> en la Amazonia occidental.....	6
2.5	<i>Oecomys bicolor</i> .....	7
3.	Hipótesis y objetivos.....	10
3.1.	Hipótesis.....	10
3.2.	Objetivos.....	10
4.	Materiales y Métodos.....	11
4.1.	Muestras biológicas .....	11
4.2.	Análisis morfométrico.....	12
4.3.	Análisis filogenético.....	15
4.4.	Concepto de especie.....	18
5.	Resultados.....	20
5.1.	Análisis morfométrico.....	19
5.2.	Análisis filogenético.....	23
5.2.1.	Análisis filogenético usando una matriz morfológica .....	23
5.2.2.	Análisis filogenético usando una matriz molecular .....	25
6.	Sistemática.....	31
7.	Discusión.....	40

8.	Conclusiones.....	44
9.	Referencias bibliográficas.....	45
	Gacetero 1.....	54
	Gacetero 2.....	56
	Gacetero 3.....	58

## INDICE DE ANEXOS

ANEXO 1: Individuos utilizados para análisis moleculares.....	61
ANEXO 2: Variación ontogénica y de dimorfismo sexual en <i>Oecomys</i> <i>bicolor</i> .....	64

## INDICE DE TABLAS

TABLA1. Especies y localidades tipo del género <i>Oecomys</i> .....	2
TABLA 2. Resumen de medidas (mms) externas y craneales de individuos de los clados de <i>Oecomys bicolor</i> y <i>Oecomys phaeotis</i> .....	20
TABLA 3. Diferencias morfológicas de <i>Oecomys bicolor</i> en localidades en Perú y localidades cernadas a la localidad Tipo en Ecuador y <i>Oecomys phaeotis</i> .....	24
TABLA 4. Estimados de Divergencia Evolutiva entre pares de secuencias ent grupos de <i>Oecomys</i> <i>bicolor</i> y especies relacionadas.....	30

## INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Mapa de distribución de la especie <i>Oecomys bicolor</i> según Carleton y Musser (2015).....	8
Figura 2: Mapa de localidades evaluadas para análisis morfológico y morfométrico de <i>Oecomys bicolor</i> en la amazonia occidental.....	13
Figura 3: Mapa de localidades evaluadas en el análisis molecular de <i>Oecomys bicolor</i> .....	16
Figura 4: Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes principales realizado en NCSS de las especies <i>Oecomys bicolor</i> y <i>Oecomys phaeotis</i> .....	22
Figura 5: Árbol filogenético basado en las diferencias morfológicas cualitativas dentro de la especie <i>Oecomys bicolor</i> y grupo externo realizado en TNT .....	23
Figura 6: Árbol filogenético construido en base a las secuencias del gen mitocondrial citocromo b de <i>Oecomys bicolor</i> y grupos externos utilizando el método de Máxima Verosimilitud y análisis de Bootstrap de 1000 réplicas en el programa RaxML.....	26
Figura 7: Árbol filogenético construido en base a las secuencias del gen mitocondrial citocromo b de <i>Oecomys bicolor</i> y grupos externos utilizando inferencia Bayesiana en el programa Mr. Bayes.....	27
Figura 8: Mapa de distribución de las especies del grupo <i>O. bicolor</i> en la región.....	30
Figura 9: Cráneo de <i>Oecomys bicolor</i> s.s (MUSM 3396). a) Vista dorsal, b) vista ventral y c) vista lateral .....	31
Figura 10: Cráneo de <i>Oecomys phaeotis</i> (MUSM 11955). a) Vista dorsal, b) vista ventral y c) vista lateral .....	34
Figura 11: Cráneo de <i>Oecomys bicolor</i> “sur” (MUSM 6309, holotipo). a) Vista dorsal, b) vista ventral y c) vista lateral .....	36



## 1. Introducción

El género *Oecomys* Thomas 1906 está representado por pequeños ratones arbóreos distribuidos en zonas tropicales y subtropicales de Centro América y Sudamérica, en los países de Costa Rica, Trinidad, Panamá, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil, Bolivia, Guyana, Guyana Francesa y Surinam (Musser y Carleton 2005; Carleton *et al.*, 2009).

La sistemática y taxonomía del género *Oecomys* ha sido compleja durante décadas. Hershkovitz (1960) consolidó 25 especies previamente descritas por Gyldenstolpe (1932) y Ellerman (1941) en únicamente dos especies: *Oecomys bicolor* y *Oecomys concolor*, basándose en unos cuantos rasgos morfológicos. En tanto, otras especies actualmente reconocidas dentro del género *Oecomys* fueron asignadas a otros géneros como *Oryzomys*, *Rhipidomys* o tratadas como un subgénero dentro de *Oryzomys* en base a la revisión de características morfológica (Goldman, 1918; Ellerman, 1941; Hershkovitz, 1960; Cabrera, 1961; Hall, 1981; Gyldenstolpe, 1932; Gardner y Patton, 1976; Carleton y Musser, 1984; Reig, 1984).

Posteriormente, estudios basados en información morfológica, molecular y de cariotipo consolidaron a *Oecomys* como un género válido dentro de la tribu Oryzomyini (Patton y Da Silva, 1995; Smith y Patton, 1999; Patton *et al.*, 2000; Andrade y Bonvicino, 2003; Weksler, 2003, 2006) y se reconoció un mayor número de especies para el género (Musser y Carleton, 1993, 2005; Voss *et al.*, 2001; Patton *et al.*, 2000; Oliveira y Bonvicino, 2006; D'Elía, 2008). Actualmente, el género *Oecomys* está compuesto por 17 especies (Tabla 1).

**TABLA 1.** Especies y localidades tipo del género *Oecomys*

Especie	Localidad Tipo
<i>Oecomys auyantepui</i> Tate, 1939	Río Caroni, Bolívar, Venezuela
<i>Oecomys bicolor</i> (Thomas, 1860)	Gualaquiza, Morona- Santiago, Ecuador
<i>Oecomys catherinae</i> Thomas, 1909	Parque Estadual Intervales, São Paulo, Brasil
<i>Oecomys cleberi</i> Locks, 1981	Fazenda Água Limpa, Distrito Federal, Brasil
<i>Oecomys concolor</i> (Wagner, 1845)	Ilha das Onças, Amazonas, Brasil
<i>Oecomys flavicans</i> (Thomas, 1894)	Mérida, Mérida, Venezuela
<i>Oecomys mamorae</i> (Thomas, 1906)	Rio Mamoré, Cochabamba, Mosetenes, Bolivia
<i>Oecomys paricola</i> (Thomas, 1904)	Igarapé- Assu, near Pará, Brasil
<i>Oecomys phaeotis</i> (Thomas, 1910)	Puno, Segrario, upper Río Inambari
<i>Oecomys rex</i> Thomas, 1910	Rio Supinaam, Demerara- Mahaica, Guyana
<i>Oecomys roberti</i> (Thomas, 1904)	Santa Anna de Chapada, Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys rutilus</i> Anthony, 1921	Essequibo, Kartabo, Guyana
<i>Oecomys speciosus</i> (Allen y Chapman, 1893)	Trinidad, Princetown, Trinidad y Tobago
<i>Oecomys superans</i> Thomas, 1911	Canelos, Rio Bobonaza, Pastaza, Ecuador
<i>Oecomys trinitatis</i> (Allen y Chapman, 1893)	Trinidad, Princetown, Trinidad y Tobago
<i>Oecomys sydandersoni</i> (Musser y Carleton, 2009)	Huanchaca, El Refugio, Santa Cruz, Bolivia
<i>Oecomys franciscorum</i> (Pardiñas et al., 2016)	Estación de Animales Silvestres Guaycolec, Formosa, Argentina

Entre ellas, la especie *Oecomys bicolor* tiene una extensa distribución geográfica, habitando zonas desde el este de Panamá al oeste de Ecuador y desde el oeste de Colombia y centro de Venezuela hasta la Amazonia peruana y ecuatoriana, extendiéndose por Bolivia y el sur central de Brasil (Patton *et al.*, 2000; Carleton y Musser, 2015).

Estudios anteriores (Patton *et al.*, 2000; Andrades-Miranda *et al.*, 2001; Andrade y Bonvicino, 2003) sugieren que la especie *Oecomys bicolor* es un complejo de especies y muestran una variabilidad morfológica a lo largo de su distribución. El propósito de esta investigación es delimitar el grupo *Oecomys bicolor*, así como su distribución geográfica en la Amazonia occidental.

## **2. Antecedentes**

### **2.1 Taxonomía y sistemática**

La subfamilia Sigmodontinae se distribuye solamente en la región del Neotrópico (Reig, 1981; Pardiñas *et al.*, 2002, Steppan *et al.* 2004), y su diversificación está asociada a un proceso de radiación de especies entre el Mioceno y Holoceno, (Pardiñas *et al.*, 2002; Steppan *et al.*, 2004). Al presente, los roedores sigmodontinos son un grupo monofilético que incluye roedores sudamericanos y algunas especies de Centro y Norteamérica (Reig, 1980; Smith y Patton, 1999; Jansa y Weksler, 2004, Steppan y Schenk, 2017).

Estos roedores incluyen una amplia diversidad de formas especializadas, ocupando diversos nichos ecológicos (Musser y Carleton, 2005). Musser y Carleton (1993) reportaron alrededor de 70 géneros y 320 especies dentro de la subfamilia, los mismos autores en el 2005 aumentaron el número de especies y géneros incluidos a aproximadamente 84 géneros y 377 especies. En los últimos años se estimó que existen 81 géneros y 386 especies dentro de la subfamilia (D'Elía *et al.*, 2007), las cuales están agrupadas en 11 tribus: Abrotrichini, Andinomyini, Akodontini, Euneomyini, Ichthyomyini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini y Wiedomyini (Reig, 1980; Weksler *et al.*, 2006; D'Elía y Pardiñas, 2015; Pardiñas *et al.*, 2015; Salazar- Bravo *et al.*, 2016).

La tribu Oryzomyini es la más diversa y abundante (Voss y Weksler, 2009; Percequillo *et al.*, 2011). Se encuentra distribuida en toda la región Neotropical, mayormente en zonas de bajas altitudes (Weksler, 2006), como es la región amazónica; por otro lado, hacia el norte y sur del Ecuador la riqueza de las especies disminuye conforme aumenta la distancia, siendo un patrón usual en varios taxones (Valencia-Pacheco *et al.*, 2011).

La composición de la tribu Oryzomyini varió significativamente al evidenciarse años atrás la parafilia del género *Oryzomys* (Voss y Carleton, 1993; Dickerman y Yates, 1995; Myers *et al.*, 1995; Patton y Da Silva, 1995; Steppan, 1995; Weksler, 1996, 2003; Percequillo, 1998; Bonvicino y Moreira, 2001; Andrade y Bonvicino, 2003;

Bonvicino *et al.*, 2003), resultando en una reevaluación del género y reconocimiento de nuevos taxones (Gardner y Patton, 1976; Patton y Hafner, 1983; Dickerman y Yates, 1995; Myers *et al.*, 1995; Patton y Da Silva, 1995; Weksler, 2003).

Actualmente la tribu Oryzomyini se encuentra compuesta por 27 géneros, entre ellos el género *Oecomys* (Weksler *et al.*, 2006).

## **2.2 Composición del género *Oecomys***

Dentro del género *Oecomys* el número de especies ha variado desde sus primeras descripciones y su composición se sigue modificando. Hershkovitz en 1960 consolidó 25 especies previamente descritas (Gyldenstolpe, 1932; Ellerman, 1941) en solamente dos especies: *Oecomys bicolor* y *Oecomys concolor*, basándose en el tamaño de los individuos. Sin embargo, se consideró que este cambio en el número de especies, así como los métodos para evaluarlas eran inadecuados (Musser y Carleton, 1993; Patton *et al.*, 2000). Al utilizar mayor información y técnicas, se ha reconocido 17 especies para el género (Musser y Carleton, 1993, 2005; Voss *et al.*, 2001; Patton *et al.*, 2000; Oliveira y Bonvicino, 2006; D'Elía., 2008): *Oecomys auyantepui* Tate, 1939, *O. bicolor* (Tomes, 1860), *O. catherinae* Thomas, 1909, *O. cleberi* Locks, 1981, *O. concolor* (Wagner, 1845), *O. flavicans* (Thomas, 1894), *O. mamorae* (Thomas, 1906), *O. paricola* (Thomas, 1904), *O. phaeotis* (Thomas, 1910), *O. rex* Thomas, 1910, *O. roberti* (Thomas, 1904), *O. rutilus* Anthony, 1921, *O. speciosus* (Allen y Chapman, 1893), *O. superans* Thomas, 1911, *O. trinitatis* (Allen y Chapman, 1893), *O. sydandersoni* Carleton, Emmons y Musser, 2009 y *Oecomys franciscorum* Pardiñas, Teta, Salazar-Bravo, Myers, y Galliari, 2016.

## **2.3 Filogenia del género *Oecomys***

Las relaciones filogenéticas dentro del género *Oecomys* se muestran de manera compleja debido a la separación de clados distintos dentro de especies, así como la presencia de poblaciones que no son asignadas a alguna especie en particular y se registran como “sp.” en los estudios realizados (Patton *et al.*, 2000), esto refleja la diversidad de especies que lo conforman y la complejidad para la

identificación de las mismas a nivel tanto morfológico como molecular o citogenético (Patton y Da Silva, 1995; Smith y Patton, 1999; Patton *et al.*, 2000; Andrade y Bonvicino, 2003; Weksler, 2003).

La mayoría de estudios en filogenia del género *Oecomys* y en general en estudios de roedores sigmodontinos, utilizan el marcador molecular citocromo b (cyt b) (Patton *et al.*, 2000; D'Elía, 2003; Andrade y Bonvicino, 2003; Jansa y Weksler, 2004; Stepan *et al.*, 2004; D'Elía *et al.*, 2006; Weksler *et al.*, 2006), esto se debe al grado de conocimiento en divergencia dentro y entre especies y poblaciones.

Bradley y Baker (2001) analizaron el marcador y llegaron a obtener índices de divergencia en las secuencias mitocondriales para cyt b. Ellos examinaron los niveles de variación de la secuencia en el gen para determinar si su variabilidad puede proporcionar un punto de referencia en la toma de decisiones relativas a las distinciones a nivel de especie. En este estudio notaron que valores de distancias menores al 2% se debían a variación intraespecífica y cercanos al 11% tenían una alta probabilidad de ser indicativos de poblaciones conspecíficas o especies válidas.

## **2.4 *Oecomys* en la Amazonia occidental**

La región sudamericana se caracteriza por una complejidad geográfica y de ambientes, debido especialmente a la presencia de la Cordillera de los Andes, siendo la Amazonia una de las zonas con mayor diversidad de especies (Voss y Emmons, 1996; Emmons y Feer, 1997; Pacheco, 2002; Pacheco *et al.*, 2009). Existen zonas poco evaluadas en la región y pocos estudios a nivel sistemático de muchos géneros presentes en la Amazonia no han sido revisados o lo han sido parcialmente (Pacheco *et al.*, 1995). De esta manera, es posible que existan en esta región un número mayor de especies o incluso especies no conocidas (Pacheco *et al.*, 2011).

Para la Amazonia occidental en el Perú y Ecuador se han reportado 6 especies de *Oecomys*: *Oecomys bicolor*, *O. phaeotis*, *O. roberti*, *O. superans*, *O. trinitatis* y *O. paricola*; identificadas en base a caracteres morfológicos (Woodman *et al.*, 1991; Pacheco *et al.*, 1993, 1995, 2007, 2009; Solari *et al.*, 2006; Albuja, 2011; Hice y Velazco, 2012).

Existe una falta de información que limita la comparación de sigmodontinos y distribución de especies en el Neotrópico (Woodman *et al.*, 1991), la cual se ve acentuada por la complejidad de identificación de especies dentro del género *Oecomys* y de la aparición de al menos un clado parafilético dentro del mismo, donde se puede observar un grupo de *O. bicolor* relacionado con *O. trinitatis* (mostrando monofilia) (Patton y Gardner, 1972) y otro grupo de *O. bicolor* cercano con especie no identificada de *Oecomys*, siendo todo este grupo otro clado monofilético (Andrade y Bonvicino, 2003).

## **2.5 *Oecomys bicolor***

La especie *Oecomys bicolor* es reconocida morfológicamente debido a su tamaño pequeño, así como a la coloración dorso- ventral, presentando el vientre color blanco, distinto al pelaje pardo o pardo rojizo del dorso (Carleton y Musser, 2015). Su distribución geográfica es amplia, ocupan zonas desde el este de Panamá al oeste de Ecuador y desde el oeste de Colombia y centro de Venezuela hasta la Amazonia peruana y ecuatoriana, extendiéndose por Bolivia y el sur central de Brasil, con localidad tipo en Río Gualaquiza, Morona-Santiago, Ecuador (Patton *et al.*, 2000; Carleton y Musser, 2015) (Figura 1).

Patton *et al.* (2000) encontraron que existía una variación no geográfica de la especie debida a la edad de los individuos que se analizaron en Rio Juruá, por otro lado también señaló que la especie no mostraba dimorfismo sexual. Por otro lado, la especie *O. bicolor* de Rio Juruá mostró una variación geográfica a nivel de secuencias de citocromo b.

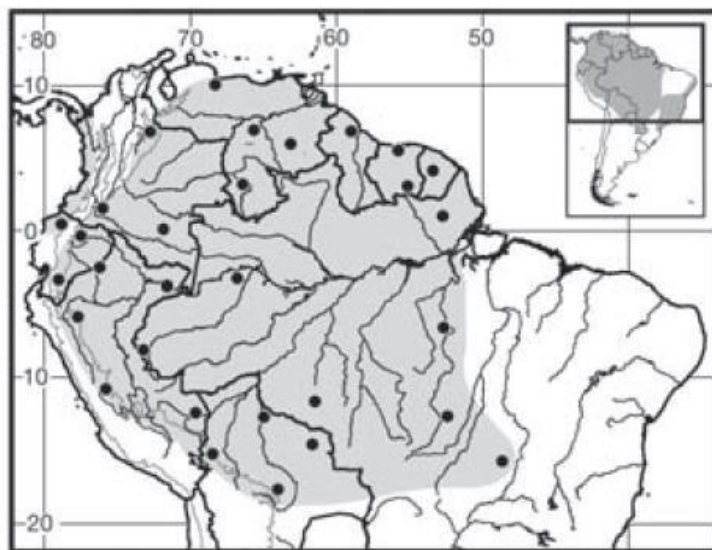


Figura 1: Mapa de distribución de la especie *Oecomys bicolor* según Carleton y Musser (2015)

Otros autores igualmente señalan que las relaciones filéticas de *O. bicolor* no están bien definidas, debido a variaciones presentes de la especie; así, algunas poblaciones han sido recientemente asignadas a nuevas especies. Por ejemplo *O. sydandersoni* (Carleton *et al.*, 2009) y *O. franciscorum* (Pardiñas *et al.*, 2016), son reconocidas como subespecies (Linares, 1998). En diversos trabajos se ha demostrado que *O. bicolor* es parafilética, separandola en clados monofiléticos distintos y relacionados con especies diferentes del género (Andrades-Miranda *et al.*, 2001; Andrade y Bonvicino, 2003). Esto indicaría la existencia de un complejo de especies aun no evaluadas.

*Oecomys bicolor* presenta variaciones en tamaño y color, dentro de los patrones generales descritos y en medidas cráneo dentales a lo largo de su distribución (Carleton y Musser, 2015), estas observaciones son consistentes con los diversos trabajos a nivel molecular en los cuales *O. bicolor* presenta divergencia intraespecífica, estableciendo poblaciones distintas a lo largo del territorio en estudios de la amazonia brasilera, por lo tanto un estudio complementario de diversas zonas



de la amazonia ayudaría a validar si *O. bicolor* consiste de un complejo de especies (Patton *et.al*, 2000; Andrades-Miranda *et al.*, 2001; Andrade y Bonvicino, 2003; Carleton y Musser, 2015; Suárez- Villota *et al.*, 2017).

### **3. Hipótesis y objetivos**

#### **3.1. Hipótesis**

La especie *Oecomys bicolor*, considerada una especie monotípica, es en realidad un complejo de especies.

#### **3.2. Objetivos**

- **Objetivo general**

Delimitar la especie *Oecomys bicolor*, sus características morfológicas y distribución.

- **Objetivo específico**

Describir una nueva especie de *Oecomys* previamente considerada *O. bicolor* del sur del Perú.

## 4. Materiales y Métodos

### 4.1. Muestras biológicas

Se analizaron 148 individuos de la especie *Oecomys bicolor* de la región amazónica occidental, así como individuos de las especies *Oecomys phaeotis*, *Oecomys roberti*, *Oecomys mamorae*, *Oecomys franciscorum*, *Oecomys paricola*, *Oecomys sydandersoni*, *Oecomys superans*, *Microryzomys minutus*, *Neacomys musseri*, *Oligoryzomys microtis*, *Thomasomys taczanowskii* y *Thomasomys apeco* como grupos externos para los distintos análisis (Weksler, 2006; Voss y Weksler, 2009). Ver gacetero 1 y Anexo 1.

Se demostró el efecto de la edad y sexo en los individuos: previamente fueron separados respecto al sexo y se clasificaron en clases de edad (1, 2, 3, 4 y 5) según la erupción y el desgaste de las superficies oclusales de los molares (Voss, 1991; Percequillo, 1998). Se evaluó la normalidad de las muestras (Kolmogórov-Smirnov y Mardia Kurtosis), posteriormente se calcularon estadísticos descriptivos y se aplicó la prueba test T de normalidad para evaluar el dimorfismo sexual y análisis de varianza (MANOVA) y traza de Pillai para comprobar la variación de la edad (Anexo 2: Tablas A2 y A3).

De acuerdo a los resultados se trabajó únicamente con muestras de individuos adultos de edad 3,4 y 5. Por otro lado, debido a que no se observó dimorfismo sexual, se procedió a trabajar tanto con hembras como con machos (Ver Anexo 2 para respectivas pruebas estadísticas).

Inicialmente se analizaron 50 caracteres para cráneos y 14 caracteres para morfología externa (pieles) según Weksler (2006) y Patton *et al.* (2000). Se realizó una primera fase de análisis morfológico el cual incluía 4 individuos de cada localidad, para evaluar los caracteres a ser utilizados, ya sea por ser observables en la especie o mostrar alguna variante de estado entre individuos. De esta manera se obtuvieron 21 caracteres craneales cuantitativos y 14 de morfología externa cualitativa. Posteriormente se realizaron los análisis cualitativos y cuantitativos de los caracteres de *Oecomys bicolor* según localidad.

## 4.2. Análisis morfométrico

Los análisis morfométricos se realizaron por medio del estudio de cráneos y pieles de la colección de las siguientes instituciones: Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos (MUSM), Lima, Perú; Museo de Historia Natural Gustavo Orcés - Escuela Politécnica Nacional (EPN), Quito, Ecuador y Museo de Zoología QCAZ - Pontificia Universidad Católica de Ecuador, Quito, Ecuador e Instituto Nacional de Biodiversidad, Quito, Ecuador. La lista de individuos se presenta en el Gacetero 1. Estos análisis incluyeron a las especies *Oecomys bicolor* y *O. phaeotis*.

Las localidades estudiadas se definieron según las etiquetas y registros oficiales de capturas (Figura 2).

Los individuos asignados a la especie *Oecomys bicolor* en campo fueron reidentificados morfológicamente como paso previo a los análisis morfológicos y morfométricos utilizados en el presente trabajo, esto ayudó a validar los individuos de la especie, asegurando que no existan malas identificaciones en campo o laboratorio.

Se utilizó la especie *O. phaeotis* en los análisis debido a la reidentificación de individuos de *O. bicolor* en el sur del Perú, debido a que es la especie mas similar a *O. bicolor*, tanto morfológicamente como en distribución, además debido a la variación ontogénica de *O. phaeotis* se pueden observar malas identificaciones de la especie.

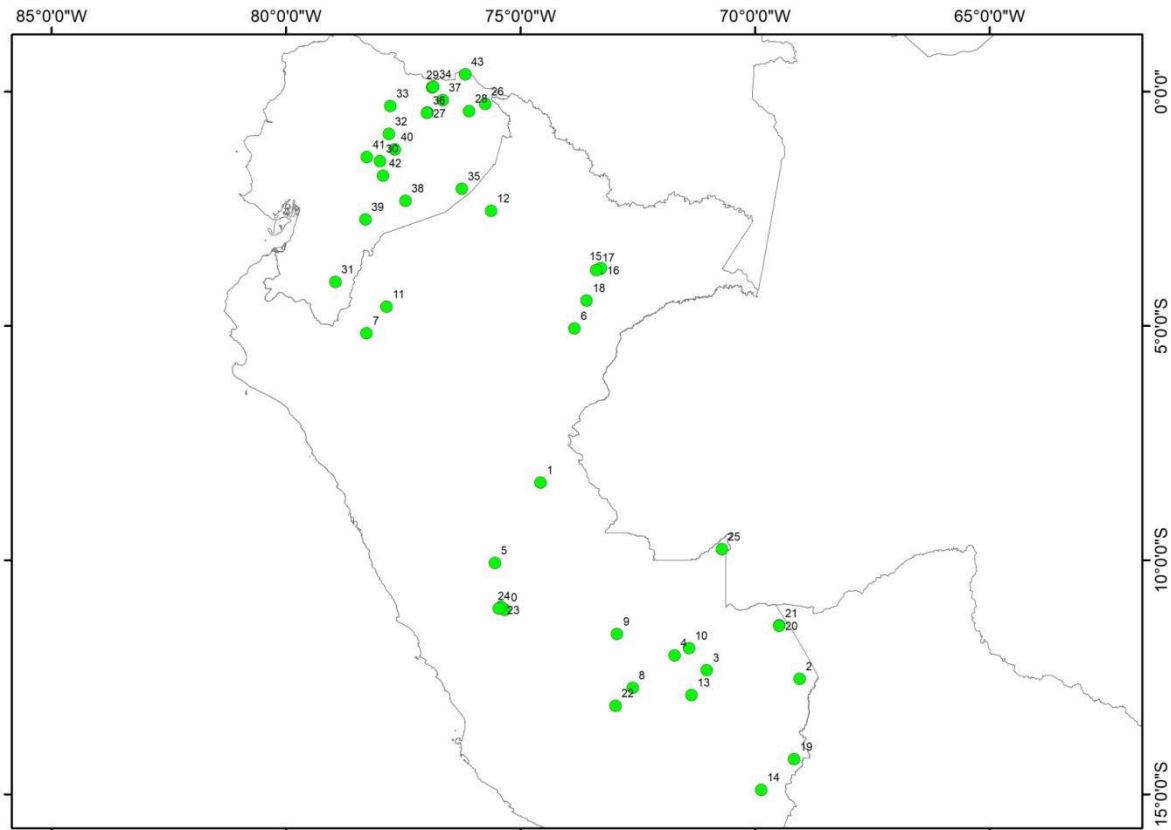


Figura 2: Mapa de localidades evaluadas para análisis morfológico y filogenéticos usando una matriz morfológica de *Oecomys bicolor* en la amazonia occidental. Los números indican las localidades específicas y están listadas en el Gacetero 1.

Para la identificación de especies se utilizaron libros y publicaciones oficiales de Weksler (2006) y Patton *et al.* (2000).

El ordenamiento jerárquico de los nombres científicos de las especies registradas para la zona de estudio correspondió a Wilson y Reeder (2005); asimismo los géneros y especies se ordenaron alfabéticamente siguiendo la taxonomía de Musser y Carleton (2015).

El análisis cuantitativo se realizó mediante el programa NCSS (V. 11).

Para el análisis morfológico de los individuos se utilizaron 17 caracteres. Las medidas externas incluyeron: Longitud total (LT): desde la punta de la nariz del individuo hasta vertebra final de la cola. Longitud de la cola (LC): desde la base de la cola hasta la vértebra final. Longitud patas (LP): desde el margen proximal del

calcáneo hasta la punta de la uña más larga. Medida orejas (longitud) (MO): desde la muesca hasta la parte superior del pabellón auricular. Las medidas cráneo-dentales fueron: Longitud del cráneo (LC): desde el margen anterior de los nasales hasta la parte posterior del hueso occipital. Longitud cóndilo- incisivo (LCI): desde la curvatura mayor del incisivo superior hasta la superficie del cóndilo occipital, del mismo lado del cráneo. Longitud diastema (LD): desde la corona del primer molar superior hasta el lado interno del incisivo superior, del mismo lado del cráneo. Longitud foramen incisivo (LFI): la longitud mayor medida desde el borde anterior hasta el posterior del foramen. Amplitud foramen incisivo (AFI): la amplitud mayor medida entre los márgenes laterales del foramen. Amplitud paladar (AP): medida en la parte interna del paladar, a la altura del primer molar. Longitud de nasales (LN): desde la parte anterior del nasal hasta la sutura naso-frontal. Amplitud mínima orbital (AMO): la distancia más corta a través de los frontales en la fosa orbital. Amplitud cigomática (AC): mayor distancia entre los arcos cigomáticos, cercana a las raíces del escamoso, medida a través del cráneo. Amplitud de bulas (AB): medida desde la sutura petrosa hasta el proceso del ectotímpano. Longitud orbital (LO): dimensión mayor de la fosa orbital, entre el escamoso y las raíces maxilares del arco cigomático. Longitud fosa mesopterigoidea (LFM): longitud mayor medida desde el borde anterior hasta el posterior de la fosa. Amplitud fosa mesopterigoidea (AFM): la amplitud mayor medida entre las márgenes laterales de la fosa.

Se realizaron pruebas de estadística descriptiva, pruebas de Kolmogorov-Smirnov (resultados no mostrados) para analizar la normalidad de las variables evaluadas, debido a que las medidas variaban en magnitud, los datos fueron transformados a logaritmo. Se trabajó con 13 medidas craneales de individuos pertenecientes a la misma edad y que contaban con todas las medidas craneales y dentales evaluadas demostrando que dichas medidas presentaban un comportamiento normal. Se realizó finalmente un análisis de componentes principales basado en la matriz de varianza-covarianza utilizando medidas craneales y dentales, excluyendo las medidas externas de los individuos; ya que estos últimos suelen ser más variables por ser registrados por distintos colectores.

### 4.3. Análisis filogenético

- Análisis filogenético usando una matriz morfológica

Los individuos y localidades estudiadas para el análisis filogenético basado en morfología se encuentran en el Gacetero 1 y Figura 2.

Se creó una matriz de datos utilizando las claves obtenidas basadas en los caracteres morfológicos de los individuos (Tabla 2) y se infirieron las relaciones filogenéticas del grupo; se utilizaron los programas TNT (Goloboff *et al.*, 2008), FigTree (Rambaut, 2007) y TreeView (Page, 2003) para la construcción y visualización de árboles filogenéticos y pruebas estadísticas de los datos.

Con el programa TNT se realizó una filogenia usando el método TBR y Traditional Search y luego se obtuvo un árbol consenso por mayoría. Para este análisis se utilizaron individuos identificados como *O. bicolor* y de la especie *Thomasomys apeco* (Gardner y Romo, 1993) como grupo externo, ya que es un representante de una tribu diferente a la de los orizominos (Pacheco, 2003).

- Análisis filogenético usando una matriz molecular

Para los análisis moleculares se utilizaron muestras de tejido blando (músculo y piel) de individuos de la colección del Museo de Historia Natural (MUSM), Lima, Perú, así como secuencias utilizadas en estudios de mamíferos de Juruá (Patton *et al.*, 2000) y secuencias de la especie disponibles en GenBank. Los individuos junto con información de localidades a las cuales pertenecen se presentan en el Anexo 1: Tabla A1 y Figura 3.

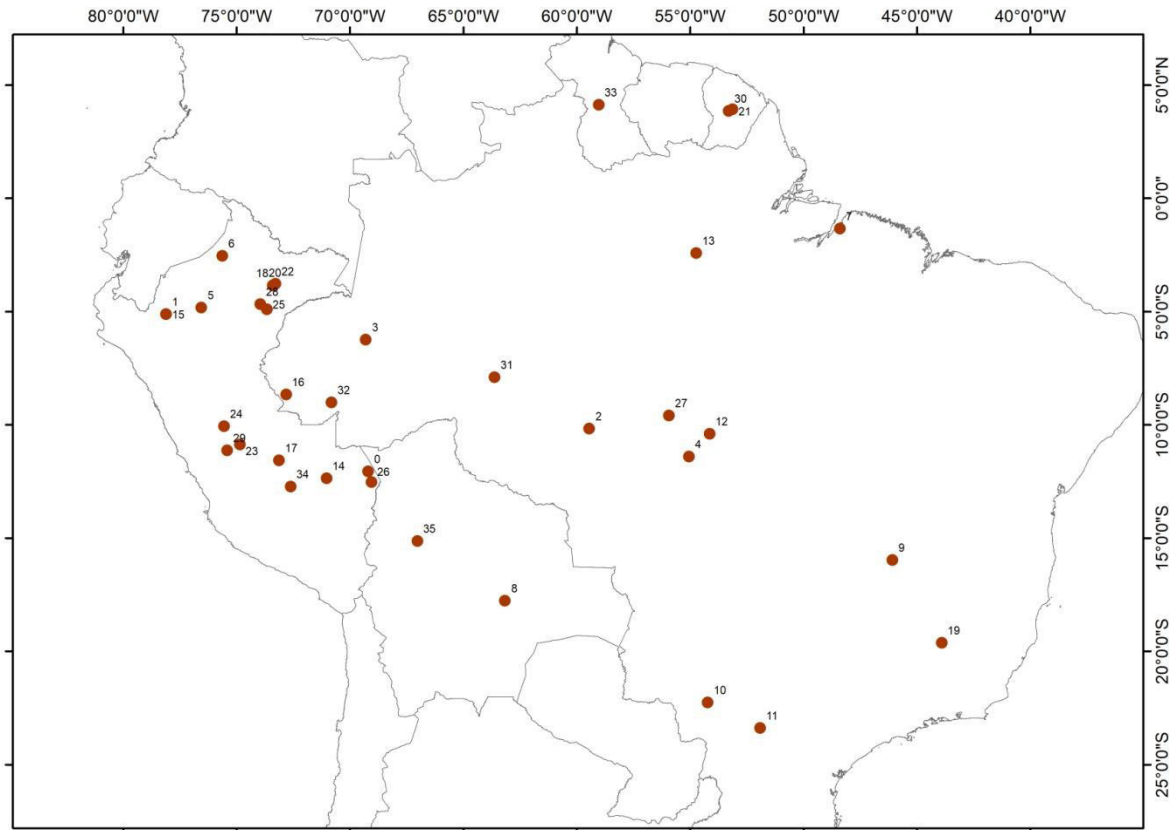


Figura 3: Mapa de localidades evaluadas en el análisis molecular de *Oecomys bicolor*. Los números indican las localidades específicas y están listadas en el Gacetero 2.

#### - Extracción de DNA

Se utilizaron tejidos de individuos preservados en alcohol 96%. Se obtuvo DNA a partir de muestras frescas de hígado, musculo, piel y oreja, utilizando el Kit de extracción y amplificación de Vivantis. La calidad del DNA, así como la de los productos amplificados fueron observados por medio de electroforesis en geles de agarosa al 0.8% preteñidos con el colorante Red Gel y visualizados en un transiluminador de luz UV. La cuantificación se realizó mediante micro- espectrometría (NanoDrop).



- Amplificación y secuenciamiento de DNA

Se amplificaron y secuenciaron el gen mitocondrial Citocromo b mediante la técnica de PCR.

Para roedores sigmodontinos se emplearon los cebadores universales del Citocromo b: MVZ 05 (CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG), y MVZ 16 (AAATAGGAARTATCAYTCTGGTTTTRAT) de Smith y Patton (1993), amplificándose según el protocolo de Smith y Patton (1999).

El DNA extraído y amplificado fue preparado y enviado a la empresa MacroGen-Korea del Sur (<http://dna.macrogen.com/eng/>) para su secuenciamiento.

- Análisis de secuencias

Se analizaron 136 secuencias de 897 pares de bases de *Oecomys bicolor* y grupos externos del gen mitocondrial citocromo b (Anexo 1: Tabla A1).

Las secuencias obtenidas fueron editadas y alineadas utilizando el programa Mega6 (Tamura, K *et. al*, 2013). Se añadieron además secuencias de la especie *Oecomys bicolor* registradas en GenBank y utilizadas por Patton *et al.* (2000) y Pardiñas *et al.* (2016), incluyendo a las especies *Oecomys phaeotis*, *Oecomys cleberi*, *Oecomys roberti*, *Oecomys mamorae*, *Oecomys franciscorum*, *Oecomys paricola*, *Oecomys sydandersoni*, *Oecomys superans*, *Microryzomys minutus*, *Neacomys musseri*, *Oligoryzomys microtis* y *Thomasomys taczanowskii* (Ver Anexo 1).

Los alineamientos de las secuencias fueron obtenidos utilizando el algoritmo Clustal W (Hall, 2013) implementado en Mega6 para los posteriores análisis, en este programa también se realizó un análisis de distancias genéticas tomando en cuenta las agrupaciones obtenidas, dicho análisis se realizó bajo el criterio de máxima verosimilitud y tomando en cuenta transiciones y transversiones de las secuencias de citocromo b de los individuos.

Las relaciones filogenéticas e historia evolutiva de los grupos estudiados fueron evaluadas en diferentes programas dependiendo del modelo y método evolutivo a

emplear, se utilizó el modelo evolutivo F811, en el cual se asume un modelo de sustitución GTR y una distribución gamma para la variación de sitios, el modelo evolutivo se obtuvo mediante el programa RaxML v.8 (Stamatakis, 2014).

Para la reconstrucción de los árboles se utilizó el programa RaxML v.8 (Stamatakis, 2014) que emplea el método de Máxima Verosimilitud y se consideraron 1000 réplicas para la obtención de los valores de bootstrap. También se usó el programa MrBayes para Inferencia Bayesiana, considerando los siguientes parámetros: 20 000 000 de generaciones y muestreo cada 200 generaciones para obtener los valores de probabilidad posteriori y una desviación estándar menor a 0.001 (Larget y Simon, 1999).

En el caso de valores de bootstrap en el método de Máxima Verosimilitud valores mayores a 70% (0.7) corresponden a una probabilidad mayor a 95% de que el clado sea real (Hills y Bull, 1993), por lo tanto, serian considerados grupos bien soportados. Por otro lado, en el método Bayesiano, valores de soporte mayores a 0.71 representarían probabilidades de resolución mayores al 95% en comparación a otros árboles anteriores generados (Huelsenbeck y Rannala, 2004).

Ambos árboles filogenéticos fueron realizados utilizando una matriz no redundante, es decir tomando individuos que representen las diversas regiones estudiadas sin repetir secuencias de las mismas localidades (Ver \* en Anexo 1: Tabla A1).

#### **4.4. Concepto de especie**

La definición de especie es el punto de referencia para tomar decisiones sobre distinciones de taxa. Las especies son la principal unidad en biodiversidad, sistemática y conservación (De Pinna, 1999). En la actualidad existen 22 conceptos de especies (Mayden, 1997) para describir y categorizar la diversidad biológica. La definición de especie recae en conceptos fundamentales de sistemática y evolución (De Pinna, 1999).

Serrano-Villavicencio *et al.* (2017) delimitaron subespecies de primates, los autores sostienen que para lograr una definición válida de las mismas no era suficiente

observar patrones geográficos y diferenciación fenotípica, sino era necesaria una divergencia genética elevada utilizando diversos métodos, con lo cual el concepto de especie debería solo utilizarse cuando existen estudios integrativos sobre todo en grupos muy diversos.

Para el presente trabajo se utilizó el concepto evolutivo de especie, el cual considera a los linajes obtenidos como potenciales especies, estos individuos comparten un mismo ancestro y pueden distinguirse de grupos similares (Simpson, 1951; Wiley, 1978; Wiley y Lieberman, 2011), además se utilizan parámetros de divergencia genética (Bradley y Baker, 2001) y datos morfológicos como soporte. Por consiguiente, las especies se identifican mediante caracteres tanto morfológicos como moleculares que permiten separarlas en grupos monofiléticos definidos (Serrano-Villavicencio *et al.* 2017).

## 5. Resultados

### 5.1. Análisis morfométrico

La Tabla 2 presenta un resumen de medidas morfométricas (media, desviación estándar, valor mínimo y máximo y el número de datos para cada carácter) incluyendo a la especie *O. phaeotis*.

**TABLA 2.** Resumen de medidas (mms) externas y craneales de individuos de los clados de *Oecomys bicolor* y *Oecomys phaeotis* Las medidas se tomaron utilizando un vernier de 0.01 mm de precisión. Para significado de abreviaturas ir a sección materiales y métodos.

Caracteres	<i>O. bicolor</i>	<i>O. bicolor</i> NORTE	<i>O bicolor</i> SUR	<i>O. phaeotis</i>
	Ecuador	Perú	Perú	Perú
LT	188.5 ± 54.45 150-227 (2)	204.71 ± 19.86 179-231 (7)	212 ± 41.71 173-290 (6)	214.86 ± 13.45 192-226 (7)
LC	101.25 ± 19.03 75-118 (4)	105.43 ± 11.82 91-122 (7)	98.33 ± 8.66 88-110 (6)	103.41 ± 11.44 83.9-119 (7)
LP	20.25 ± 0.96 19-21 (4)	20.57 ± 1.81 18-24 (7)	19.69 ± 1.94 15-21 (8)	21.14 ± 2.61 17-25 (7)
MO	13.75 ± 0.50 13-14 (4)	13.57 ± 1.81 10-16 (7)	13.38 ± 1.19 11-15 (8)	13.79 ± 0.91 12-15 (7)
LC	25.21 ± 2.52 22.29-28.04 (6)	25.41 ± 1.60 22.87-27.12 (9)	26.03 ± 1.27 23.9-27.96 (12)	28.34 ± 0.38 27.82-28.93 (8)
LCI	22.55 ± 2.57 19.7-25.11 (6)	21.80 ± 1.51 19.77-23.48 (9)	23.09 ± 1.10 21.15-25.04 (12)	25.28 ± 0.65 24.15-26.29 (8)
LD	5.34 ± 0.82 4.27-6.42 (6)	5.71 ± 0.69 4.65-6.83 (10)	5.79 ± 0.55 4.53-6.42 (12)	6.41 ± 0.53 5.54-7.19 (8)
LFI	4.17 ± 0.78 3.16-5.21 (6)	4.27 ± 0.41 3.83-5.16 (10)	4.42 ± 0.32 3.92-5 (12)	4.73 ± 0.40 4.08-5.29 (8)

AFI	2.14 ± 0.22 1.81-2.37 (6)	2.05 ± 0.37 1.52-2.49 (10)	2.07 ± 0.12 1.93-2.33 (12)	2.27 ± 0.17 2.03-2.46 (8)
AP	4.79 ± 0.32 4.49-5.2 (6)	4.73 ± 0.37 4.18-5.2 (10)	4.95 ± 0.13 4.79-5.21 (12)	5.14 ± 0.19 4.89-5.47 (8)
LN	8.04 ± 1.17 7.08-9.34 (6)	8.84 ± 0.81 7.19-10.08 (10)	8.58 ± 0.53 7.85-9.51 (11)	9.59 ± 0.48 8.94-10.34 (8)
AMO	4.55 ± 0.22 4.19-4.8 (6)	3.97 ± 0.44 3.32-4.53 (10)	4.46 ± 0.19 4.12-4.7 (12)	4.24 ± 0.10 4.07-4.36 (8)
AC	11.34 ± 0.53 10.69-12.17 (6)	10.49 ± 0.69 9.34-11.58 (7)	11.10 ± 0.49 10.22-11.68 (12)	11.38 ± 0.24 10.9-11.73 (8)
AB	2.97 ± 0.45 2.36-3.65 (6)	2.63 ± 0.29 2.09-3.09 (9)	2.87 ± 0.40 2.43-3.82 (12)	2.67 ± 0.42 2.05-3.38 (8)
LO	4.36 ± 0.44 3.67-5.05 (6)	4.26 ± 0.62 3.09-5.17 (10)	4.74 ± 0.38 4.18-5.22 (11)	5.49 ± 0.94 4.71-7.71 (8)
LFM	3.96 ± 0.51 3.33-4.42 (6)	4.36 ± 0.52 3.62- 5.4 (9)	4.42 ± 0.57 3.67-5.4 (12)	4.92 ± 0.59 4.16-5.84 (8)
AFM	2.23 ± 0.42 1.77-2.85 (6)	2.04 ± 0.17 1.76-2.33 (9)	2.36 ± 0.21 2.15-2.79 (12)	2.37 ± 0.20 2-2.6 (8)

---

Se puede observar que los individuos de *O. phaeotis* son más grandes en la mayoría de los caracteres evaluados (LT, LP, MO, LC, LCI, LD, LFI, ASI, AP, LN, LO, LFM), la especie *O. bicolor* Sur (perteneciente al departamento Madre de Dios) se observa como una especie de medidas intermedias dentro de las especies evaluadas, mientras que *Oecomys bicolor* de la localidad tipo y norte del Perú muestras medidas más pequeñas para los diversos caracteres. Para poder observar esta diferenciación se realizó un análisis de componentes principales.

En los gráficos de dispersión se observan las diferencias entre los grupos del norte del Perú (Loreto) agrupados con la localidad tipo de la especie y los grupos del sur del Perú y la especie *O. phaeotis* de acuerdo a medidas craneales y dentales (Figura 4).

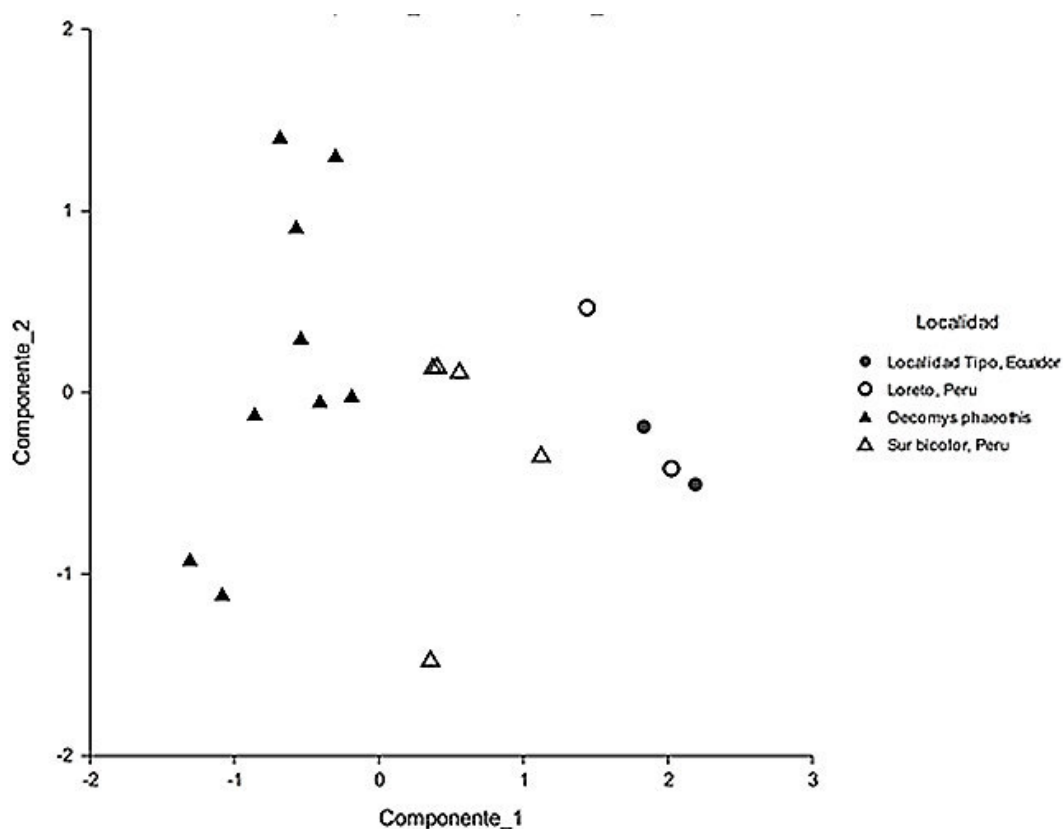


Figura 4: Gráfico de dispersión de los dos primeros componentes principales realizado en NCSS de las especies *Oecomys bicolor* y *Oecomys phaeotis*. El porcentaje de varianza explicada es del 47.33% para el componente 1 y 9.15% para el componente 2.

## 5.2. Análisis filogenético

### 5.2.1. Análisis filogenético usando una matriz morfológica

Se obtuvo un árbol de parsimonia, producto de un consenso de 37 árboles (Figura 5) donde se observa la separación de *Oecomys bicolor* según localidades, incluyendo individuos de la localidad tipo de la especie. En este árbol, la población de *Oecomys bicolor* de Madre de Dios difiere con respecto al resto de individuos (Alegria, Madre de Dios, PE 2), estos individuos fueron asignados a la especie *O. phaeotis* en los análisis previos de reidentificación y se observa dicha agrupación en el primer análisis cualitativo (Figura 5), así mismo se observa una diferenciación de la zona norte de Ecuador con el resto de *O. bicolor* de la región. Los individuos de Loreto (norte del Perú) muestran una relación cercana con individuos de la localidad tipo (Morona-Santiago, Ecuador) y difieren del grupo *O. bicolor* de Madre de Dios (Alegria, Madre de Dios, PE 1).

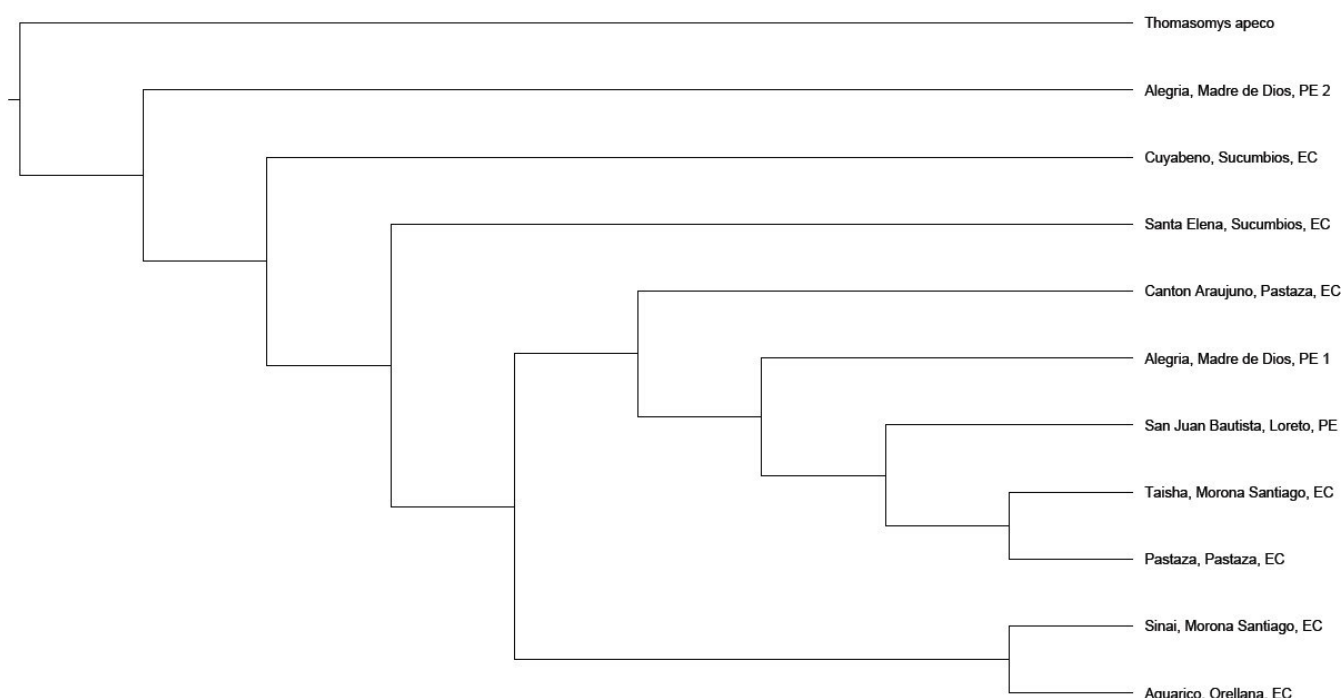


Figura 5: Árbol filogenético basado en las diferencias morfológicas cualitativas dentro de la especie *Oecomys bicolor* y grupo externo realizado en TNT- Traditional Search con 10000 replicaciones No se observan los valores de soporte debido a que son menores del 70%.

Los diferentes caracteres evaluados y las diferencias planteadas en la morfología de *O. bicolor* y *O. phaeotis* se pueden observar en la Tabla 3 donde se presentan las diferencias y similitudes entre los grupos de individuos evaluados, haciendo énfasis en individuos de la localidad tipo de *Oecomys bicolor* en Ecuador.

**TABLA 3.** Diferencias morfológicas de *Oecomys bicolor* en localidades en Perú y localidades cercanas a la localidad Tipo en Ecuador y *Oecomys phaeotis*. \*PPPs: fosas palatinas posterolaterales. \*\* STRUT: puntales en el hueso alisfenoides Las abreviaturas indican los caracteres evaluados listados en la sección de materiales y métodos.

Caracteres	<i>O. bicolor</i> Localidad Tipo	<i>O. bicolor</i> Norte (Loreto, Perú)	<i>O bicolor</i> Sur (Perú)	<i>O. phaeotis</i>
Nasales	Delgados	Delgados	Gruesos	Gruesos
Arco cigomático	Redondeado	Angosto	Angosto	Redondeado y ancho
Placa cigomática	Ancha y recta	Angosta	Angosta	Ancha y recta
Hilera molar	Pequeña	Pequeña	Larga	Larga
Foramen postglenoide	Ausente	Ausente	Ausente	Presente - tamaño grande
Diastema	Corta	Corta a media	Corta	Larga
Ubicación muesca temporal	Anterior al rostro	Anterior al rostro	Anterior al rostro	Posterior al rostro
Fosas palatinas posterolaterales	Pequeños	Pequeños	Pequeños	Grandes
Anterolofos	Crenulado	Crenulado	No crenulado	No crenulado
Septum	Delgado	Delgado	Grueso	Grueso
Cresta temporal	Ausente	Ausente	Ausente	Presente



Región interorbitaria	Angosta	Angosta	Angosta	Ancha y recta
Lacrimales	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes
Foramen incisivo	Angosto	Angosto	Ancho	Ancho
Fosa mesopterigoidea	Angosta	Angosta	Angosta	Ancha
Proceso capsular	No desarrollado	No desarrollado	No desarrollado	Desarrollado
Pelo dorsal	Marrón rojizo	Marrón rojizo	Marrón rojizo	Marrón más oscuro
Pelo ventral	Blanco a crema	Blanco a crema	Blanco a crema	Blanco con base gris
Largo de pelaje	Corto	Corto	Corto	Largo

Se puede observar en la comparación de caracteres evaluados (Tabla 3) que existe una mayor correspondencia entre individuos de la localidad tipo de la especie e individuos de Loreto (zona norte del Perú) a comparación con individuos de la zona sur del Perú (Madre de Dios).

Existen diferencias a nivel de todos los caracteres evaluados que nos permitirían distinguir los grupos de *O. bicolor* del Perú, también se puede observar la similitud de individuos del norte del país con *Oecomys bicolor* de localidad tipo, los nasales delgados, hilera molar pequeña, la crenulación de molares, así como foramen incisivo y septum delgado y coloración del pelaje caracterizan a estas localidades.

### 5.2.2. Análisis filogenético usando una matriz molecular

#### Amplificación y secuenciamiento

Las secuencias mostraron un total de 282 sitios variables y un contenido de nucleótidos de: T (28.9%), C (27.5%), A (30.8%) y G (12.8%).

## Relaciones filogenéticas

A continuación, se muestran dos árboles filogenéticos obtenidos (Método de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana) en las Figuras 6 y 7 respectivamente. Estas representaciones gráficas nos muestran las relaciones evolutivas de los distintos clados y especies analizadas.



Figura 6: Árbol filogenético construido en base a las secuencias del gen mitocondrial citocromo b de *Oecomys bicolor* y grupos externos utilizando el método de Máxima Verosimilitud y análisis de Bootstrap de 1000 réplicas en el programa RaxML. El grupo *O. bicolor* “Sur” tiene un soporte de Bootstrap de 90, *O. bicolor* de localidades de Brasil un valor de 81, *O. bicolor* ss con soporte de Bootstrap de 99 y *O. phaeotis* muestra un valor de 81.

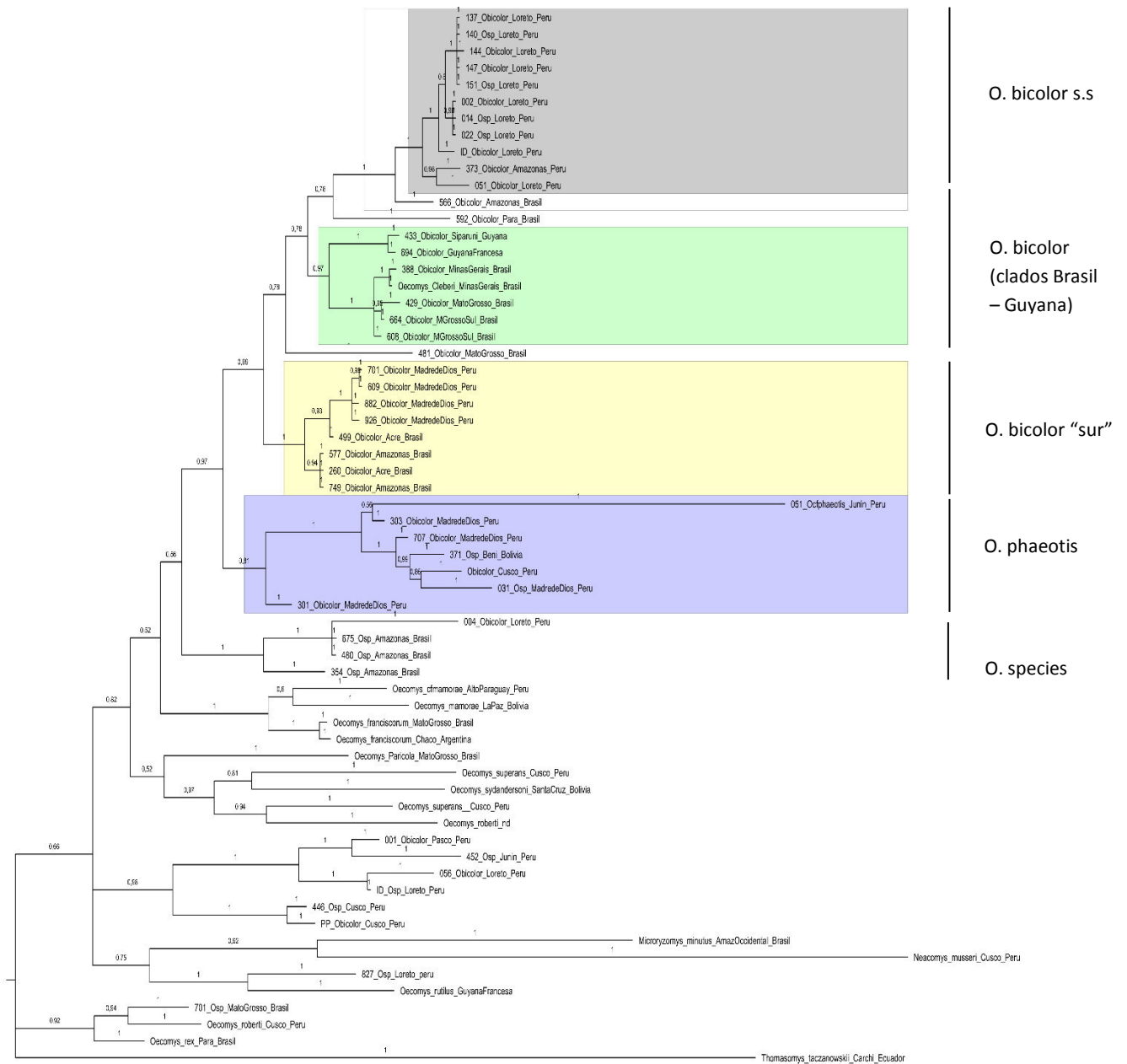


Figura 7: Árbol filogenético construido en base a las secuencias del gen mitocondrial citocromo b de *Oecomys bicolor* y grupos externos utilizando inferencia Bayesiana en el programa Mr. Bayes. El grupo *O. bicolor* “Sur” tiene un soporte de 1, *O. bicolor* de localidades de Brasil un valor de 0.8, *O. bicolor* ss con soporte de 1 y *O. phaeotis* muestra un valor de 0.9.

En ambos arboles filogenéticos se puede observar al menos 4 grupos dentro de la especie *Oecomys bicolor*. Un primer grupo representando a *O. bicolor* s.s conformado por individuos del norte del Perú (Loreto y Amazonas, Perú). Otro grupo estaría definido por individuos del sur del Perú, Acre y Amazonas en Brasil, el cual a la vez, se diferencia de los individuos de Mato Grosso, Minas Gerais y localidades en la Guyana y Guyana Francesa, estos últimos representando un tercer grupo.

Además, existen secuencias de localidades en Brasil (Mato Grosso, Amazonas y Pará) relacionadas a los grupos *O. bicolor* s.s y *O. bicolor* sur, los cuales representan clados distintos al grupo de Brasil y Guyana.

Los grupos tienen soportes filogenéticos bastante altos; para el clado Norte (*O. bicolor*) se obtienen soportes de 90 para el primer análisis de máxima verosimilitud y 1 en método bayesiano, el clado representando a Brasil y Guyana 81 y 0.97 y el clado *O. bicolor* “sur” 99 y 1 respectivamente.

Por otro lado, observamos en los grupos externos las distintas especies del género *Oecomys*, la especie más cercana a los clados de *O. bicolor* y *O. phaeotis* es *O. species*, especie que fue definida previamente por Patton *et al.* (2000).

Para corroborar las diferencias entre los grupos observados, se realizó una matriz de distancias genéticas utilizando los grupos obtenidos en los arboles filogenéticos (Tabla 4), en esta podemos observar las relaciones entre los grupos descritos previamente. Se observa que las diferencias entre los grupos obtenidos dentro del complejo *O. bicolor* tienen una diferenciación genética entre 7% y 10%, mientras que los individuos *O. bicolor* de localidades en Brasil y *O. cleberi* presentan una distancia genética de 1.3%.

**TABLA 4.** Estimados de Divergencia Evolutiva (en porcentaje) entre pares de secuencias en grupos de *Oecomys bicolor* y especies relacionadas, bajo la diagonal. Se muestra el número de sustituciones de bases por sitio respecto al promedio de todos los pares de secuencias entre grupos. Las estimaciones de desviación estándar se muestran por encima de la diagonal. Los análisis se realizaron utilizando el modelo de máxima probabilidad. El análisis incluyó 136 secuencias de nucleótidos.

	<i>O. bicolor</i> Loreto	<i>Oecomys</i> sp	<i>Oecomys</i> species	<i>Oecomys</i> phaeotis	<i>O. bicolor</i> Sur	<i>O. bicolor</i> Pará	<i>O. bicolor</i> Brasil-Guyana- O cleberi	<i>Oecomys</i> rex	<i>Microzomys</i> minutus	<i>Oecomys</i> rutilus	<i>Neacomys</i> musseri	<i>Oecomys</i> mamorae	<i>Oecomys</i> paricola	<i>Oecomys</i> franciscorum	<i>Oecomys</i> sydandersoni	<i>Oecomys</i> roberti	<i>Thomasomys</i> taczanowskii
<i>O. bicolor</i> Loreto		3.2	2.1	2.5	2.0	2.2	1.9	2.9	3.8	3.2	5.5	3.1	3.2	2.9	3.0	2.5	5.8
<i>Oecomys</i> sp	13.0		3.0	3.2	3.2	3.8	3.4	2.7	3.1	2.2	5.2	2.9	2.5	2.6	3.1	2.8	5.8
<i>Oecomys</i> species	9.2	12.7		3.1	2.4	2.7	2.4	2.9	3.1	3.0	5.6	3.1	2.8	3.1	2.9	2.5	5.5
<i>Oecomys</i> phaeotis	12.1	15.7	15.6		2.5	2.9	2.5	2.9	4.0	3.3	5.8	3.2	3.2	3.1	3.3	2.9	6.4
<i>O. bicolor</i> Sur	6.9	12.1	10.0	12.7		1.9	1.1	2.6	3.8	3.1	5.9	3.1	2.4	2.7	2.2	2.7	5.2
<i>O. bicolor</i> Pará	9.2	16.6	11.9	14.5	7.9		1.7	3.0	3.9	3.5	5.8	3.1	3.2	3.3	3.1	3.0	5.5
<i>O. bicolor</i> Brasil-Guyana	6.7	13.5	9.7	12.6	2.7	6.9	1.3	2.5	3.6	3.1	5.8	3.3	2.5	3.0	2.4	2.7	5.1
<i>Oecomys</i> rex	11.3	11.7	12.0	14.4	10.0	13.0	9.5		3.2	2.4	4.9	3.1	2.2	2.9	2.7	2.8	5.9
<i>Microzomys</i> minutus	15.1	12.9	12.5	19.0	15.2	16.4	14.1	13.1		3.2	4.3	2.8	3.1	2.9	3.5	3.6	6.0
<i>Oecomys</i> rutilus	13.6	9.8	12.9	16.8	13.0	15.6	12.8	10.7	13.0		5.2	3.4	3.1	3.1	3.1	2.6	6.1
<i>Neacomys</i> musseri	22.7	22.7	24.1	25.8	24.2	24.7	24.0	21.2	17.0	22.9		4.3	4.6	4.8	5.6	5.3	6.5
<i>Oecomys</i> mamorae	12.2	12.4	13.5	15.6	11.8	12.6	13.1	13.3	10.7	15.3	18.1		2.7	1.3	2.6	2.9	5.9
<i>Oecomys</i> paricola	12.5	10.4	11.6	15.7	9.2	13.7	9.9	9.1	12.6	13.2	19.7	11.4		2.6	2.4	2.6	5.3
<i>Oecomys</i> franciscorum	10.7	10.2	12.0	14.7	9.6	14.0	10.9	12.0	10.8	12.9	20.3	4.1	10.1		2.4	2.6	5.8
<i>Oecomys</i> sydandersoni	11.8	13.0	13.0	15.9	8.9	12.8	9.8	11.1	15.4	13.7	24.1	10.5	10.0	9.1		2.2	5.3
<i>Oecomys</i> roberti	9.2	11.5	11.1	13.9	10.0	12.5	10.3	11.5	15.0	11.7	22.4	12.1	10.5	10.1	8.7		5.3
<i>Thomasomys</i> taczanowskii	23.8	24.5	23.5	27.8	19.9	23.4	19.8	24.8	25.5	26.6	27.3	24.5	21.6	23.6	21.8	22.8	

En la Figura 8 podemos observar la distribución de los individuos del grupo *Oecomys bicolor* en la región, soportados por métodos morfológicos y moleculares.

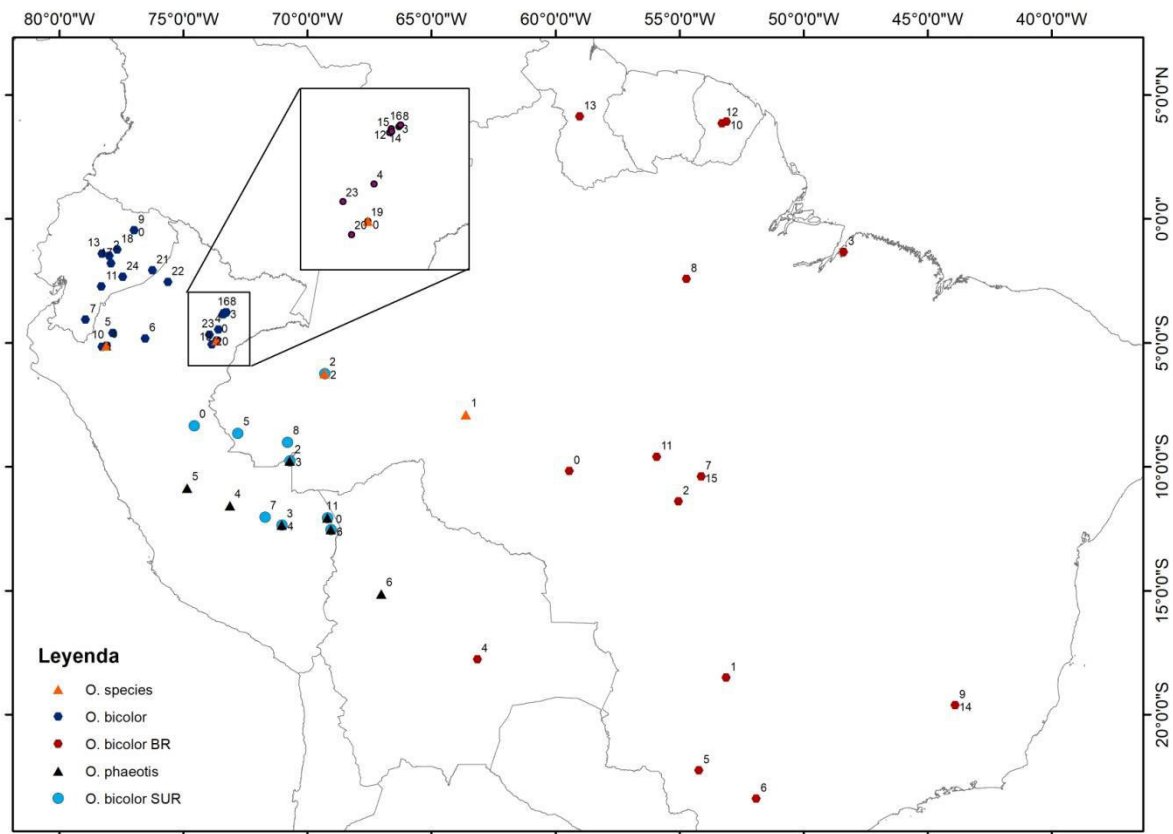


Figura 8: Mapa de distribución de las especies del grupo *O. bicolor* en la región. Para localidades específicas ver Gacetero 3. La especie *O. species* fue descrita por Patton *et al.* (2000) y se incluye en el análisis completo de secuencias y distribución. *O. bicolor BR* se refiere a las especies en Brasil.

## 6. Sistemática

*Oecomys bicolor s.s.*



Figura 9: Cráneo de *Oecomys bicolor s.s* (MUSM 3396). a) vista dorsal, b) vista ventral y c) vista lateral

**Holotipo.** BMNH 7.1.1.96, colectado en Rio Gualaquiza, Morona- Santiago, Ecuador (885 m).

**Paratipo.** MUSM 11208, MUSM 11213, MUSM 17651, MUSM 33952, MUSM 33953, MUSM 33954, MUSM 33957 MUSM 33960, MUSM 33962, EPN 11950, EPN 11967, EPN 12176, MECM 4193, MECM 4196, MECM 4242, KU 159190.

**Re diagnosis.** *O. bicolor* se distingue debido al tamaño pequeño de los individuos a comparación de otras especies del género, el pelaje contrastante dorso-ventral, siendo el dorso color marrón rojizo y el vientre de blanco a crema, presenta pelaje corto, nasales delgados, hilera molar corta y foramen incisivo, además del septum dentro del mismo, delgado a comparación del resto de especies.

**Descripción.** Especie relativamente pequeña en relación al resto de especies dentro de *Oecomys* (150mm a 230mm de longitud total), coloración del pelaje muy diferenciada, siendo el pelaje ventral completamente blanco o crema desde la base. Cráneo pequeño y robusto, presentan nasales delgados, hilera molar pequeña, ausencia de foramen postglenoide, diastema corta, muesca temporal poco definida y presente hasta zona anterior del rostro, las fosas palatinas posterolaterales presentes y de tamaño pequeño, presentan el anterolofio de M1 crenulado, las crestas temporales ausentes o débilmente definidas, ausencia de huesos lacrimales, fosa mesopterigoidea angosta, arcos cigomáticos delgados o ligeramente estrechos, placas cigomáticas angostas, foramen incisivo largo y angosto, así como el septum presente también angosto, región interorbital angosta y puntuales en el hueso alisfenoides (Strut) presente en la mayoría de individuos, siendo variable incluso en localidades cercanas.

**Distribución.** Tierras bajas de selvas tropicales transandinas, del centro al sur de zona oriente de Ecuador, zona norte oriente de Perú (departamentos de Loreto y Amazonas).

**Localidades estudiadas** (Figura 8). ECUADOR: Ávila viejo, Orellana (PUCE 3422); Bloque 10. Campamento Villano B. Cercanías Río Lliquino, Área Operación AGIP, Pastaza (PUCE 9971, 10085); El Kimi, Zamora Chinchipe (PUCE 15899); Guiyero,



Saladero km 34, vía Pompeya - Iro, Aguarico, Orellana (EPN 10469, 10472, 10545); La Libertad, Parque Nacional Sangay, Méndez, Morona Santiago (EPN 12176); Machay, Baños, Tungurahua (MECM1); Parque Nacional Sangay, Sinaí, Morona Santiago (MECM 4103, 4196, 4242); Parroquia Curaray, Cantón Araujuno, Pastaza (EPN 2480); Río Conambo, Pastaza (EPN 5953); Wisui comunidad, Parroquia Macuma, Taisha, Morona Santiago (EPN 11949, 11950, 11967). PERÚ: Bagua, Imaza, Imacita, Comunidad Aguaruna Yamayakat, Imaza, Amazonas (MUSM 12046, 12047, 12053); Cahuide km 57 carretera Iquitos-Nauta casa de Sra. Gonzales, San Juan Bautista, Loreto (MUSM 33951, 33952, 33953); Carretera Iquitos-Nauta, km 28.8, San Juan Bautista, Loreto (MUSM 34903); Condorcanqui, Nieva, Puerto Tunduzá, Nieva, Amazonas (MUSM 16249, 16251 - 16253); Datem del Marañón, Loreto (Patton *et.al*, 2000); El Triunfo Km 49.5 carretera Iquitos-Nauta, O del camino, San Juan Bautista, Loreto (MUSM 33954); Huampaní, Amazonas (Patton *et.al*, 2000); Llanchara, San Juan Bautista, Maynas, Loreto (Patton *et.al*, 2000); Mishana, río Nanay, banco sur, chacra de Eva, San Juan Bautista, Loreto (MUSM 33959 - 33962); Nina Rumi, San Juan Bautista, Maynas, Loreto (MUSM 45737 - 45739, 45742, 45743); Nuevo San Juan, Río Gálvez, Loreto (AMNH); Requena, Centro de Investigaciones Jenaro Herrera, Loreto (MUSM 16000, 16001); Requena, Yaquerana; Río Galvez, San Juan, Yaquerana, Loreto (MUSM 11208, 11211, 11213, 11215); Río Pucacuro, Collpa Salvador, margen derecha, Tigre, Loreto (MUSM 17606, 17651); San Jacinto, Loreto (KU 159190).

*Oecomys phaeotis*



Figura 10: Cráneo de *Oecomys phaeotis* (MUSM 11955). a) Vista dorsal, b) vista ventral y c) vista lateral

**Holotipo.** BMNH 1901.1.1.23, colectado en Segrario, Inambari, Puno, Perú (1000m).

**Rediagnosis** Se distingue por el tamaño medio a grande con respecto a las especies del género, el pelaje es oscuro y la coloración ventral presenta una base de color grisáceo y el largo del pelaje es mayor al del resto de especies. Los nasales son gruesos, presentan una hilera molar de gran tamaño, foramen incisivo grueso al igual que el septum del mismo. Este grupo presenta arco cigomático ancho y redondeado, la placa cigomática es ancha y recta un foramen postglenoide de tamaño grande, muesca y cresta temporal definidas, llegando esta última hasta la parte posterior del rostro, fosas palatinas de gran tamaño, región interorbitaria ancha y recta, presencia de huesos lacrimales y fosa mesopterigoidea ancha.

**Descripción** Grupo de tamaño medio (230mm aprox) mayor a *O. bicolor* y similar a *O. bicolor* “sur”, *O. auyantepui* y *O. paricola*. El pelaje largo marrón oscuro en el dorso y un pelaje ventral crema o blanco grisáceo con base de color gris, no siempre presentando colores puros en la sección del vientre. Cráneo mediano y robusto, presentan nasales gruesos, arco cigomático ancho, placa cigomática ancha y recta, hilera molar larga, presentan foramen postglenoide, el tamaño de la diastema es largo, muesca temporal definida y alcanzando zona posterior del rostro, fosas palatinas presentes y grandes, anterolofos en M1 no crenulados, presencia de cresta temporal, región interorbitaria ancha, presencia de hueso lacrimal, foramen incisivo y septum ancho, fosa mesopterigoidea ancha, columna media del hueso alisfenoides (Strut) ausente en todos los individuos examinados.

**Comparaciones** *Oecomys phaeotis* se diferencia de *O. bicolor* s.s por tener un tamaño total mayor, siendo *O. bicolor* s.s más pequeña en promedio. El pelaje en *O. phaeotis* es más largo y más oscuro a comparación de *O. bicolor* s.s. Además, *O. phaeotis* presenta nasales y arco cigomáticos más gruesos; hilera molar más larga; foramen postglenoide, fosas palatinas, foramen incisivo y fosa mesopterigoidea más anchos que *O. bicolor* s.s; *O. phaeotis* presenta cresta temporal, lacrimales y proceso capsular.

*Oecomys bicolor* “Sur”



Figura 11: Cráneo de *Oecomys bicolor* “sur” (MUSM 6309, holotipo). a) Vista dorsal, b) vista ventral y c) vista lateral

**Holotipo.** Macho adulto, piel y cráneo MUSM 6309, colectado en Reserva Cusco Amazónico, Tambopata, Madre de Dios, por Cecilia Pacheco con número de colector 86.

**Paratipo.** MUSM 58, MUSM 6295, MUSM 6298, MUSM 6313, MUSM 6314, MUSM 7117, MUSM 9215, MUSM 44404, MUSM 44408, MUSM 44580, MUSM 44582.

**Diagnosis.** Esta población denominada *O. bicolor* "Sur" se distingue por el tamaño pequeño dentro de las especie de *Oecomys*, el pelaje presenta variaciones en la coloración dorsal, presentando pelos marrones o en la coloración ventral presentando base de color grisáceo. Los nasales son gruesos y así mismo presentan una hilera molar de gran tamaño, foramen incisivo grueso al igual que el septum del mismo. Este grupo presenta arco cigomático angosto, al igual que la placa cigomática, ausencia de foramen postglenoide, muesca y cresta temporal poco definidas, fosas palatinas pequeñas, región interorbitaria angosta, ausencia de huesos lacrimales, fosa mesopterigoidea angosta, así como dorsal oscuro y largo y pelaje ventral de crama a grisáceo.

**Descripción.** Grupo de tamaño medio (173mm a 290mm) parecido a *O. phaeotis*, de pelaje contrastante entre marrón y marrón rojizo en el dorso y un pelaje ventral crema o blanco, no siempre presentando colores puros en la sección del vientre. Cráneo mediano y robusto, presentan nasales gruesos, arco cigomático angosto, placa cigomática angosta, hilera molar larga, no presentan foramen postglenoide, el tamaño de la diastema es corto, muesca temporal poco definida y alcanzando zona anterior del rostro, fosas palatinas presentes y de tamaño pequeño, anterolofos en M1 no crenulados, ausencia de cresta temporal, región interorbitaria angosta, ausencia de hueso lacrimal, foramen incisivo y septum ancho, fosa mesopterigoidea angosta, puntuales en el hueso alisfenoides (Strut) presentes en todos los individuos examinados.

**Comparaciones.** *Oecomys bicolor* "sur" no necesita ser comparado con las especies grandes del género *Oecomys*, ya que es más pequeña (LCB de 220mm en promedio).

*Oecomys bicolor* "sur" se diferencia de *O. bicolor* s.s en tamaño, siendo *O. bicolor* s.s más pequeña en promedio que *O. bicolor* "sur", la demarcación de pelaje dorsal-ventral es marcada en *O. bicolor* s.s, mientras que es menos contrastante en *O. bicolor* "sur". El rostro en *O. bicolor* s.s es más corto, con una región interorbitaria más angosta, crestas temporales menos definidas. Una diferencia importante se encuentra en el foramen incisivo, siendo característicamente delgado y largo en *O. bicolor* s.s, por el contrario *O. bicolor* "sur" presenta un foramen incisivo más amplio. Puntuales del hueso alisfenoides normalmente ausente en *O. bicolor* s.s y presente en *O. bicolor* "sur".

*Oecomys bicolor* "sur" se diferencia de *O. phaeotis* en la coloración dorsal del pelaje de los individuos, siendo *O. bicolor* "sur" de tonalidades más rojizas y pelaje ventral más claro. El arco cigomático en *O. phaeotis* es más ancho y redondeado en la parte posterior, *O. bicolor* "sur" presenta un arco cigomático más angosto. La placa cigomática también es más angosta en *O. bicolor* "sur". El foramen postglenoide presente en todos los individuos de *O. phaeotis* y de amplio tamaño, *O. phaeotis* también presenta una cresta temporal a diferencia de *O. bicolor* "sur" así como una fosa mesopterigoidea más amplia.

*Oecomys bicolor* "sur" se diferencia de *O. paricola* por presentar una coloración más rojiza, a diferencia del pelaje marrón rojizo o marrón de *O. paricola*. *O. paricola* presenta una cresta temporal definida a diferencia de *O. bicolor* "sur" y un foramen incisivo más amplio. Debido al rango de distribución y parecido a *O. phaeotis*, es necesaria una revisión más extensa de *O. paricola* (Carleton y Musser, 2015).

*Oecomys bicolor* "sur" se diferencia de *O. cleberi* al presentar un tamaño total mayor y en general la comparación sería similar a la realizada entre *O. bicolor* y *O. bicolor* "sur". Considerada en estudios como posible sinónimo de *O. bicolor*, no existe una descripción amplia ni discriminación morfológica entre *O. cleberi* y *O. bicolor* (Carleton y Musser, 2015).

**Localidades estudiadas** (Figura 8). PERÚ: Yarinacocha, R Ucayali (MUSM 58, 2535); Alegría, Madre de Dios (MUSM 43713, 44014); Concesión de Conservación

Río La Novia, Purús, Ucayali (MUSM 44398 - 44400, 44402 - 44410, 44578 - 44582); Hacienda Amazonia, R. Alto Madre de Dios, frente a Atalaya, Madre de Dios (MUSM9215); Reserva Cusco Amazónico, 15 km NE de Puerto Maldonado, Las Piedras, Madre de Dios (KU 144302, 144304; MUSM 6288, 6290 - 6310, 6312 - 6315, 6317, 6318); Río Manu, Parque Nacional del Manu, Puesto de Vigilancia de Pakitza, Manu, Madre de Dios (MUSM 9216). BRASIL: Sobral, margen izquierdo Río Juruá, Acre (Patton *et.al*, 2000); Igarapé Porongaba, margen derecho Río Juruá, Acre (Patton *et.al*, 2000); Barro Vermelho, margen izquierdo Río Juruá, Amazonas (Patton *et.al*, 2000).

## 7. Discusión

Los resultados señalan una diferenciación morfológica entre individuos de la localidad tipo unidos a los del norte del Perú en comparación con el grupo del sur del Perú, esto concuerda con Carleton y Musser (2015) quienes afirmaron que la especie *O. bicolor* presenta variaciones en tamaño y color, dentro de los patrones de descripción generales de la especie. Además de estas variaciones, los resultados demuestran que existen mayores diferencias geográficas dentro de la especie y que estarían relacionadas a procesos de especiación.

Las diferencias más significativas se observan en la región sur del Perú, *O. bicolor* sur caracterizado en la localidad de Madre de Dios, Perú, es diferenciado del grupo de *O. bicolor* del norte y localidad tipo (ambas localidades representando a *O. bicolor* s.s) por presentar un tamaño total más grande y robusto, nasales más gruesos, hilera molar más larga, molares no crenulados, un septum en el foramen incisivo más grueso y en general un foramen incisivo más ancho.

Además *Oecomys bicolor* s.s. se caracteriza por su tamaño pequeño, la demarcación entre el pelaje dorsal y ventral de los individuos, el rostro corto con interorbitales angostos, muescas temporales no definidas, foramen incisivo angosto, puntales en el hueso alisfenoides normalmente ausentes, estos caracteres fueron observados en individuos de la localidad tipo (Morona Santiago, Ecuador), zona sur oriental de Ecuador (Orellana) y la zona norte de Perú (Loreto) y son consistentes con los reportado por Patton *et.al* (2015) , por lo tanto estos individuos representarían a la especie y distribución de *Oecomys bicolor*.

Dentro de estas, *Oecomys phaeotis* es una especie más grande que *O. bicolor*, con diferenciación en la coloración del pelaje dorsal como ventral, muescas marcadas en la región supra orbital, foramen incisivo más ancho, la presencia de un foramen postglenoide de tamaño considerable y ausencia de puntales en el hueso alisfenoides (Carleton y Musser, 2015), todos estos caracteres corroborados en las relaciones y análisis morfológicos de la especie *O. phaeotis*.



En las representaciones graficas de análisis de componentes principales (Figura 5) se puede observar diferencias en los clados, los individuos de la localidad tipo de la especie y del norte del Perú presentan medidas morfométricas similares, lo cual se observa en la formación de nube entre los puntos que representan estas localidades; por otro lado los individuos *O. bicolor* del Sur y *O. phaeotis* forman también agrupamientos separados.

El análisis de secuencias de citocromo b y el estudio filogenético de las especies ayudó a separar estos clados, un limitante para esta última parte del trabajo de investigación fue que no se contó con secuencias de localidades de Ecuador, por lo tanto, se trabajó con la especie *O. bicolor* del norte de Perú como referente de esa zona.

Se puede observar en los arboles filogenéticos la diferenciación de especies del sur (*Oecomys bicolor* sur y *Oecomys phaeotis*) de las especies de *Oecomys bicolor* del norte que además se diferencia del grupo *O. bicolor* de localidades en Brasil y Guyana, eso significa que a pesar de resolver una especie nueva en Perú, *O. bicolor* sigue presentándose como un complejo de especies, las cuales requerirían estudios posteriores.

Este grupo diferenciado que engloba a individuos identificados como *O. bicolor* de Brasil y Guyana incluyen individuos registrados como *Oecomys cleberi*, esta especie es parecida morfológicamente tanto en características craneales como externas a *O. bicolor* (Carleton y Musser, 2015) y fue utilizada como grupo externo en el análisis filogenético basado en información molecular. Estudios en filogenética demuestran la cercanía a *O. bicolor* y *O. cleberi* de localidades de Brasil (Rocha et al., 2012, Pardiñas et al., 2016) por lo tanto podría ser considerado un sinónimo de *Oecomys bicolor* para localidades en la amazonia brasilera y Guyana, también propuesto por Rocha et al. (2012). En el presente estudio se analizaron secuencias de *O. cleberi* y *O. bicolor* de la Amazonia brasilera, con los datos de diferenciación genética de 1.3% se sustentan las hipótesis de estudios anteriores.

Por otro lado, dentro de los clados de grupos externos observamos el clado nombrado por Patton *et al.* (2000) (*Oecomys species*), relacionada con las especies de tamaño pequeño como *O. bicolor*, ahora esclareciendo su relación con las especies *O. bicolor* y *O. phaeotis* en Perú y Ecuador y un clado no definido dentro del árbol filogenético, compuesto por individuos de las localidades de Junín y Pasco en el sur central del Perú, localidades del norte del Perú y localidades del sur del Perú, esta diferenciación podría tratarse de nuevas especies o secuencias en mal estado o mal identificadas en los diversos estudios previos.

Entre especies validadas dentro de *Oecomys* existe una divergencia genética de 10% a 15% y un soporte de ramas entre 0.95 y 1 en inferencia bayesiana (Tabla 4, Figura 7) y mayor a 50 en análisis de Bootstrap en el árbol filogenético de máxima verosimilitud (Figura 6).

El primer grupo o clado encontrado proviene de la zona norte del Perú y mediante los datos morfológicos y morfométricos fue clasificado como *Oecomys bicolor* s.s, por el parecido a los individuos de la localidad tipo de la especie en Ecuador (Figura 5), *O. bicolor* s.s muestra una divergencia genética de 7% a 9% respecto a las poblaciones del grupo *Oecomys bicolor* (Tabla 4) y una divergencia de aproximadamente 12% con las especies dentro del género. Por otro lado, este grupo muestra un soporte bayesiano de 0.99 y 90 en análisis de máxima verosimilitud (Figuras 6 y 7) esta divergencia es un poco menor a la observada entre especies del género sin embargo podría considerarse significativa (la especie *Oecomys franciscorum* mantiene divergencia genética de 4% con *O. mamorae*) y los soportes filogenéticos son bastante altos.

El grupo *Oecomys bicolor* Sur mantiene divergencias genéticas con el resto de clados, con excepción del grupo *Oecomys bicolor* de Brasil y Guyana, con el cual mantiene una divergencia de 2 a 3%, la cual sería bastante baja (Tabla 4), los soportes filogenéticos sin embargo si son significativos y separarían a este grupo del resto de grupos de *O. bicolor* y especies estudiadas en el presente trabajo. Un soporte de 0.99 en inferencia bayesiana y 90 en análisis de máxima verosimilitud, de igual manera el

grupo de *O. bicolor* en Brasil y Guyana presenta soportes altos en las representaciones filogenéticas (Figuras 6 y 7).

Estos soportes, tanto morfológicos como genéticos, nos estarían indicando un grado de divergencia altamente significativa dentro de la especie *Oecomys bicolor*, donde existirían por lo menos 3 grupos o clados bien diferenciados, de ellos uno se ha descrito en el presente trabajo (*Oecomys bicolor* Sur).

## 8. Conclusiones

Existen al menos 2 taxones distintos dentro de la especie *O. bicolor* sensu lato de la Amazonia occidental, los cuales incluyen a *O bicolor* sensu estricto y *O. bicolor* “sur” .

La especie *Oecomys bicolor* s.s está situada al sureste de Ecuador y norte del Perú, diferenciándose del resto de poblaciones provenientes de localidades.

Las poblaciones de *O. bicolor* presente en el sur del Perú se diferencia tanto morfológica como molecularmente de la especie de la localidad tipo y de localidades del norte del Perú, la cual se propone como nueva especie del género.

## 9. Referencias bibliográficas

Albuja Viteri, L. H. (2011). Lista de mamíferos actuales del Ecuador. Disponible en: <http://bibdigital.epn.edu.ec/handle/15000/3843>

Andrade, A.F.B; Bonvicino, C.R. (2003). A new karyological variant of *Oecomys* (Rodentia: Sigmodontinae) and its phylogenetic relationship based on molecular data. *Genome*, 46 (2): 195-203.

Andrades-Miranda, J.; Oliveria, L. F.; Zanchin, N. I.; Mattevi, M. S. (2001). Chromosomal description of the rodent genera *Oecomys* and *Nectomys* from Brazil. *Acta Theriologica*, 46(3): 269-278.

Bonvicino, C. R.; Moreira, M. A. M. (2001), Molecular phylogeny of the genus *Oryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) based on cytochrome b DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 18 (2): 282-292.

Bradley, R.D.; Baker, R.J. (2001). A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, 82 (4): 960-973.

Cabrera, A. (1961). Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Zoología*, 4 (2): 309-732.

Carleton, M.D.; Musser, G.G. (1984). Muroid Rodents. In: Anderson, S.; Jones, J.K. Jr. (Eds). *Orders and families of recent mammals of the world*. John Wiley Publications, New York: 289-379.

Carleton, M.D.; Emmons, L.H.; Musser, G.G. (2009). A new species of the rodent genus *Oecomys* (Cricetidae: Sigmodontinae; Oryzomyini) from eastern Bolivia, with emended definitions of *O. concolor* (Wagner) and *O. mamorae* (Thomas). *American Museum Novitates*, 3661: 1-32.

Carleton, M.D.; Musser, G.G. (2015). Genus *Oecomys* Thomas 1906. In J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds. *Mammals of South America. Volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, IL: 395-416

D'Elía, G. (2003). Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, 19 (4): 307-323

D'Elía, G.; Pardiñas, U.F.J.; Teta, P.; Patton, J.L. (2006). Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, 71 (2): 187-194.

D'Elía, G.; Pardiñas, U.F.J.; Jayat, J.P.; Salazar-Bravo, J. (2007). Systematics of *Necomys* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): species limits and groups, with comments on historical biogeography. *Journal of Mammalogy*, 89 (3): 778-790.

D'Elía, G. (2008). Guía dos roedores de Brasil: com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. *Mastozoología neotropical*, 15(2): 374-376.

D'Elía, G.; Pardiñas, U. F. J. (2015). Subfamily Sigmodontinae Wagner, 1843. In J.L. Patton, U.F.J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds. *Mammals of South America. Volume 2, Rodents*. The University of Chicago Press, Chicago, IL: 63-70.

De Pinna, M.C.C. (1999). Species concepts and phylogenetics. *Reviews in fish biology and fisheries*, 9 (4): 353-373.

Dickerman, A.W.; Yates, T.I. (1995). Systematics of *Oligoryzomys*: protein electrophoretic analyses. *Journal of Mammalogy* 76 (1): 172-188

Ellerman, J. R. (1941). The families and genera of living rodents. Vol. II. Family Muridae. British Museum (Natural History), London: 690.

Emmons, L. H.; Feer, F. (1997). Neotropical rainforest mammals, a field guide. Second edition. Chicago, The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Gardner, A.L.; Patton, J.L. (1976) Karyotypic variation in oryzomyinae rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetinae complex. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, Louisiana State University*, 49 (1): 1-48.

Goldman, E. A. (1918). The rice rats of North America. *North America Fauna* 43:1–98.

- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.
- Gyldenstoepe, N.(1932). A manual of the neotropical sigmodont rodents.
- Hall, B. G. (2013). Building phylogenetic trees from molecular data with MEGA. *Molecular biology and evolution*, 30(5), 1229-1235
- Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America*. Ed. John Wiley and Sons, New York: 1181.
- Hershkovitz, P. (1960). Mammals of northern Colombia, preliminary report No. 8: Arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys*, genus *Oryzomys*. *Proceedings of the United States National Museum*, 110 (3420): 513-575.
- Hice, C.; Velazco, P. 2012. The Non-volant mammals of the Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, Loreto, Peru. *Special Publication Museum of Texas Tech University* 60: 1-142.
- Hillis, D. M., & Bull, J. J. (1993). An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic biology*, 42(2), 182-192.
- Huelsenbeck, J. P., & Rannala, B. (2004). Frequentist properties of Bayesian posterior probabilities of phylogenetic trees under simple and complex substitution models. *Systematic biology*, 53(6), 904-913.
- Jansa, S. A.; Weksler, M. (2004). Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31 (1): 256–276.
- Larget, B., & Simon, D. L. (1999). Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular biology and evolution*, 16(6), 750-759.
- Linares, O. J. (1998). *Mamíferos de Venezuela*. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas, Venezuela: 1- 691

Mayden, R. L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In M. F. Claridge, H. A. Dawah & M. R. Wilson (eds.), *Species: The units of diversity*,. Chapman & Hall: 381–423

Musser, G.G.; Carleton, M.D. (1993). Family Muridae. In: Wilson, D.E.; Reeder, D.M. (Eds.). *Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference*, second ed., Smithsonian Institution Press, Washington D.C: 501-755.

Musser, G.G.; Carleton, M.D. (2005). Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E.; Reeder, D.M. (Eds.). *Mammals species of the World, a taxonomic and geographic reference* third ed., vol. 2. The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 894-1531.

Myers, P.; Ludrigan, B.; Tucker, P. K. (1995). Molecular phylogenetics of Oryzomyine rodents: the genus *Oligoryzomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 4 (4): 372-382.

Nagorsen, D. W.; Peterson, R. L. (1980). *Mammal collector's manual: a Guide for Collecting, Documenting, and Preparing Mammal Specimens for Scientific Research*, Life Sciences Miscellaneous Publications, Royal Ontario Museum, Toronto, Canada: 79.

Oliveira, J.A., Bonvicino C. R. (2006). *Ordem Rodentia. Mamíferos do Brasil*. Universidade Estadual de Londrina, Londrina: 437.

Pacheco, V.; Patterson, B.D.; Patton, J.L.; Emmons, L.H.; Solari, S.; Ascorra, C.F. (1993). List of mammal species known to occur in Manu Biosphere Reserve, Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, 44: 1-12.

Pacheco, V.; de Macedo, H.; Vivar, E.; Ascorra, C.; Arana-Cardó, R.; Solari, S. (1995). Lista anotada de los mamíferos Peruanos. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 2: 1-35.

Pacheco, V. (2002). Mamíferos del Perú. In: G. Ceballos y J. Simonetti, Eds. *Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales*. CONABIO-UNAM, México D.F: 503-550

Pacheco, V. (2003). *Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data*. Ph D. dissertation. The City University New York, New York, USA.



- Pacheco V.; Salas, E.; Cairampoma, L.; Noblecilla, M.; Quintana, H.; Ortiz, F.; Palermo, P.; Ledesma, R. (2007). Diversidad y conservación de los mamíferos en la cuenca del río Apurímac, Perú. *Revista peruana de Biología* 14 (2): 169- 180.
- Pacheco V., Cadenillas, R., Salas, E., Tello, C., Zeballos, H. (2009). Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista Peruana de Biología* 16 (1): 5-32.
- Pacheco, V.; Márquez, G.; Salas, E.; Centty, O. (2011). Diversidad de mamíferos en la cuenca media del río Tambopata, Puno, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 18 (2): 231-244.
- Page, R. D. (2003). Visualizing phylogenetic trees using TreeView. *Current Protocols in Bioinformatics*, (1), 6-2.
- Pardiñas, U.F.J.; D'Elía, G.; Ortiz, P.E. (2002). Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: Estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical* 9 (2): 209-252.
- Pardiñas, U. F., Teta, P., & Salazar-Bravo, J. (2015). A new tribe of Sigmodontinae rodents (Cricetidae). *Mastozoología neotropical*, 22(1), 171-186.
- Pardiñas, U. F., Teta, P., Salazar-Bravo, J., Myers, P., & Galliari, C. A. (2016). A new species of arboreal rat, genus *Oecomys* (Rodentia, Cricetidae) from Chaco. *Journal of Mammalogy*, 97(4), 1177-1196.
- Patton, J.L.; Gardner, A.L. (1972). Notes on the systematics of *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae), with emphasis on peruvian forms. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, LA State University*, 44: 1–30.
- Patton, J.L.; Hafner, M.S. (1983). Biosystematics of the native rodents of the Galapagos archipelago, Ecuador. In *Patterns of Evolution in Galapagos Organisms* (eds R. I. Bowman, M. Berson and A. E. Leviton): 539–568.
- Patton, J.L.; Da Silva, M.N.F. (1995). A review of the spiny mouse genus *Scolomys* (Rodentia: Muridae: Sigmodontinae) with the description of a new species from the western Amazon of Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108 (2): 319-337.

Patton, J.L.; Da Silva, M.N.F; Malcolm, J.R. (2000). Mammals of the rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of Amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 244, 118-132.

Percequillo, A.R. (1998). Sistemática de *Oryzomys* Baird, 1858 do Leste do Brasil (Muroidea, Sigmodontinae). Unpublished Master's thesis, Universidade de Sao Paulo.

Percequillo, A.R.; Weksler, M.; Costa, L.P. (2011). A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on Oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161 (2): 357-390.

Rambaut, A. (2007). FigTree, a graphical viewer of phylogenetic trees. See <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.

Reig, O.A. (1980). A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *Journal of Zoology*, 192(2), 257-281.

Reig, O.A. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae*. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina, 1:1-162

Reig, O.A. (1984). Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética*, 7: 333-365.

Rocha, R. G.; Duda, R.; Flores, T.; Rossi, R.; Sampaio, I.; Mendes-Oliveira, A. C.; Costa, L. P. (2017). Cryptic diversity in the *Oecomys roberti* complex: revalidation of *Oecomys tapajinus* (Rodentia, Cricetidae). *Journal of Mammalogy*. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx149>

Simpson, G. G. (1951). The species concept. *Evolution*, 5(4), 285-298.

Smith, M. F.; Patton, J. L. (1993). The diversification of South American murid rodents: Evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50 (3): 149–177

- Smith, M.F.; Patton, J.L. (1999). Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from Cytochrome-b. *Journal of Mammalian Evolution*, 6 (2): 89-128.
- Solari S.; Pacheco, V; Luna, L; Velazco, P; Patterson, B.D. (2006). Mammals of the Manu Biosphere Reserve. In. *Mammals and birds of the Manu Biosphere Reserve, Peru* (B.D. Patterson, D.F. Stotz y S. Solari, Eds). *Fieldiana Zoology (New Series)* 110: 13-22.
- Stamatakis, A. (2014). RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312-1313.
- Steppan, S.J. (1995). Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zoology*, 1464, 1-112.
- Steppan, S. J.; Storz, B. L.; Hoffmann, R. S. (2004). Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30 (3): 703–719.
- Steppan, S. J.; Schenk, J. J. (2017). Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PloS one*, 12(8), e0183070.
- Suárez-Villota, E. Y.; Carmignotto, A. P.; Brandão, M. V.; Percequillo, A. R.; Silva, M. J. D. J. (2017). Systematics of the genus *Oecomys* (Sigmodontinae: Oryzomyini): molecular phylogenetic, cytogenetic and morphological approaches reveal cryptic species. *Zoological Journal of the Linnean Society*. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zlx095>
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., & Kumar, S. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular biology and evolution*, 30(12), 2725-2729.
- Valencia-Pacheco, E.; Avaria-Llautureo, L.; Muñoz-Escobar, C.; Boric-Bargetto, D.; Hernández, C.E. (2011). Patrones de distribución geográfica de la riqueza de especies de roedores de la tribu Oryzomyini (Rodentia: Sigmodontinae) en Sudamérica:

Evaluando la importancia de los procesos de colonización y extinción. *Revista Chilena de Historia Natural* 84 (3): 365-377.

Voss, R.S.; Carleton, M.D. (1993). A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae) with an analysis of its phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3085: 1–39.

Voss, R., Emmons, L.H. (1996). Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforest: a preliminary assessment. *Bulletin of American Museum of Natural History* 230, 3–115

Voss, R.S.; Lunde, D.P.; Simmons, N.B. (2001). The mammal of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna part 2. Nonvolant species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 263: 1-236.

Voss, R.S.; Weksler, M. (2009). On the taxonomic status of *Oryzomys curasoae* McFarlane and Debrot 2001, with remarks on the phylogenetic relationships of *O. gorgasi* Hershkovitz, 1971. *Caribbean Journal of Science* 45 (1): 73-79.

Weksler, M. (1996). Revisao sistemática do grupo de espécies nitidus do genero *Oryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae). Unpublished Master's thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Weksler, M. (2003). Phylogeny of Neotropical Oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29 (2): 331-349.

Weksler, M. (2006). Phylogenetic relationships of Oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 296: 149.

Weksler, M.; Percequillo, A.R.; Voss, R.S. (2006). Ten new genera of Oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *American Museum Novitates* 3537:1-29.

Wiley, E. O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic zoology*, 27(1), 17-26.

Wiley, E. O.; Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons.

Wilson, D. E.; Reeder, D. M. (2005). Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Woodman, N.; Timm, R.; Arana, R.; Pacheco, V.; Schmidt, C.A.; Hooper, E.D.; Pacheco, C. (1991). Annotated Checklist of the Mammals of Cuzco Amazonico, Peru. Occasional Papers of The Museum of Natural History. The University of Kansas Lawrence, Kansas, 145: 1-12

## Gacetero 1

Lista de localidades e individuos utilizados en el análisis morfométrico y morfológico

*Oecomys bicolor* (n=130) PERÚ: [0] Chanchamayo, Junín (11°4' 20.9" S, 75°20' 22.1" O. MUSM 57); [1] Yarinacocha, R Ucayali (8°21' 19.7" S, 74°34' 31.4" O. MUSM 58, 2535); [2] Reserva Cusco Amazónico, 15 km NE de Puerto Maldonado, Las Piedras, Madre de Dios (12° 32' 26.8" S, 69° 3' 9.5" O. MUSM 6288, 6290 - 6310, 6312 - 6315 , 6317, 6318); [3] Hacienda Amazonia, R. Alto Madre de Dios, frente a Atalaya, Madre de Dios (12° 21' 38.5" S, 71° 2' 8.4" O. MUSM 9215); [4] Río Manu, Parque Nacional del Manu, Puesto de Vigilancia de Pakitza, Madre de Dios (12° 2' 26.3" S, 71° 43' 22.9" O. MUSM 9216); [5] Pozuzo, Yanahuanca, Pasco (10° 4' 4.9" S, 75° 33' 6.1" O. MUSM 1269, 12696, 12697, 12700, 12701); [6] Requena, Yaquerana; Río Galvez, San Juan, Yaquerana, Loreto (5° 3' 49.3"S, 73° 51' 22.9" O. MUSM 11208, 11211, 11213, 11215); [7] Bagua, Imaza, Imacita, Comunidad Aguaruna Yamayakat, Imaza, Amazonas (5° 9' 50.8" S, 78° 17' 18.6" O. MUSM 12046, 12047, 12053); [8] La Convención, Tangoshiari, Echarate, Cusco (12° 44' 8.7" S, 72° 36' 51.4" O. MUSM 13423); [9] La Convención, Camisea, Cashiriari, Echarate, Cusco (11° 34' 60" S, 72° 56' 60" O. MUSM 13424, 14195, 14197 - 14204, 14209, 14210, 14216); [10] Manu, Est. Biol. Cocha Cashu, Madre de Dios (11° 53' 17.6" S, 71° 24' 27.1" O. MUSM 15930); [11] Condorcanqui, Nieva, Pto. Tunduzza, Amazonas (4° 36' 3.6" S, 77° 51' 39.7" O. MUSM 16249, 16251 - 16253); [12] Río Pucacuro, Collpa Salvador, margen derecha, Tigre, Loreto (2° 33' 0" S, 75° 37' 60" O. MUSM 17606, 17651); [13] Consuelo, 15.9 km SW Pilcopata, Kosñipata, Cusco (12° 53' 22.5" S, 71° 21' 34.2" O. MUSM 19946); [14] San Fermín, San Pedro de Putina Punco, Puno (14° 54' 45.2" S, 69° 52' 29.6" O. MUSM 26754); [15] Cahuide km 57 carretera Iquitos-Nauta casa de Sra. Gonzales, San Juan Bautista, Loreto (3° 47' 25.3" S, 73° 17' 57.5" O. MUSM 33951 - 33953); [16] El Triunfo Km 49.5 carretera Iquitos-Nauta, O del camino, San Juan Bautista, Loreto (3° 46' 33" S, 73° 17' 21.5" O. MUSM 33954); [17] Mishana, río Nanay, banco sur, chacra de Eva, San Juan Bautista, Loreto (3° 48' 54.8" S, 73° 23' 26.7" O. MUSM 33959 - 33962); [18] Carretera Iquitos-Nauta, km 28.8, San Juan Bautista, Loreto (4° 28' 3" S, 73° 35' 38.3" O. MUSM 34903); [19] Yanahuaya, Puno (14° 15' 27.5" S, 69° 10' 9.5" O. MUSM 35087); [20] 1000m E de La Novia (ca. 8km al N del Caserío Mavila, sobre la carretera interoceánica), Tahuamanu, Madre de Dios (11° 24' 15.2" S, 69° 29' 16.2" O. MUSM 35923 - 35926); [21] Iberia, Madre de Dios (11° 24' 28" S, 69° 29' 19.6" O. MUSM 35927); [22] Vilcabamba 2, Echarate, Cusco (13° 7' 12.7" S, 72° 58' 34.8" O. MUSM 38828); [23] Nueva Italia, Chanchamayo, Junín (11° 0' 11.6"

S, 75° 25' 1.2" O. MUSM 41305); [24] Santuario Nacional Pampa Hermosa, Los Cedros, chanchamayo, Junin (11° 2' 39.6" S, 75° 28' 9.9" O. MUSM 41306, 41307); [25] Concesión de Conservación Río La Novia, Purús, Ucayali (9° 46' 17.7" S, 70° 42' 33.9" O. MUSM 44398, 44399, 44400, 44402 - 44405, 44407 - 44410, 44578 - 44582) ECUADOR: [26] Laguna Grande, Reserva de producción faunística Cuyabeno, Sucumbíos (0° 16' 16.7" S, 75° 45' 11.5" O. PUCE 819, EPN 6085); [27] Ávila Viejo, Orellana (0° 27' 16.3" S, 76° 59' 42.1" O. PUCE 3422); [28] Pañacocha, Sucumbíos (0° 25' 27.9" S, 76° 6' 9.7" O. PUCE 3738); [29] Comuna Yamanunka, Sucumbíos (0° 5' 20.1" N, 76° 53' 23.1" O. PUCE 10145); [30] Área Operación AGIP - Bloque 10, Pastaza (1° 29' 17.6" S, 78° 0' 11.2" O. PUCE 9971, 10085); [31] El Kimi, Zamora Chinchipe (4° 3' 56.1" S, 78° 57' 1.3" O. PUCE 15899); [32] Huamaní, Parroquia Cotundo, vía Hollín-Loreto, Archidona, Napo (0° 54' 30.8" S, 77° 48' 29.3" O. EPN 5937); [33] Las Cabeceras, Oriente, Quijos, Napo (0° 18' 36.1" S, 77° 47' 1.8" O. EPN 5943); [34] Río Aguarico, Lago Agrio, Sucumbíos (0° 5' 60" N, 76° 52' 0" O. EPN 5950); [35] Río Conambo, Pastaza (2° 4' 39" S, 76° 15' 15.9" O. EPN 5953); [36] Guiyero, Saladero km 34, vía Pompeya - Iro, Aguarico, Orellana (0° 27' 40.9" S, 76° 59' 57.6" O. EPN 10469, 10472, 10545); [37] Pañacocha, río Panayacu, Bosque Protector Pañacocha, Shushufindi, Sucumbíos (0° 11' 10.1" S, 76° 39' 36.3" O. EPN 11676); [38] Wisui comunidad, Parroquia Macuma, Taisha, Morona Santiago (2° 20' 24.7" S, 77° 27' 33.6" O. EPN 11949, 11950, 11967); [39] La Libertad, Parque Nacional Sangay, Méndez, Morona Santiago (2° 43' 53.2" S, 78° 18' 35.5" O. EPN12176); [40] Parroquia Curaray, Cantón Araujuno, Pastaza (1° 14' 28.8" S, 77° 40' 52.9" O. EPN 2480); [41] Machay, Baños, Tungurahua (1° 24' 11.8" S, 78° 16' 57.9" O. MECM 1); [42] Parque Nacional Sangay, Sinaí, Morona Santiago (1° 48' 0" S, 77° 55' 60" O. MECM 4103, 4196, 4242); [43] Bloque 27 (Putumayo), Cantón Santa Elena, Sucumbíos (0° 22' 7.2" N, 76° 11' 8.4" O. MECM 3365, 3370).

## Gacetero 2

### Lista de localidades e individuos utilizados en el análisis molecular

*Oecomys bicolor* (n= 67) PERÚ: [0] Alegría, Madre de Dios (12° 4' 0" S, 69° 11' 60" O. MUSM 43713, 44014); [5] Datem del Marañón, Loreto (4° 49' 40.3" S, 76° 33' 13.1" O. Patton *et.al*, 2000); [6] Dto. Tigre, Rio Pucacuro, Loreto (2° 33' 0" S, 75° 37' 60" O. MUSM 17606, 17651); [14] Hda. Erika, Rio Alto Madre de Dios (12° 21' 38.5" S, 71° 2' 8.4" O. UMMZ 160550); [15] Huampaní, Amazonas (5° 6' 54.5" S, 78° 6' 39" O. Patton *et.al*, 2000); [17] Kiriguetti, La Convención, Cusco (11° 34' 24" S, 73° 7' 39.3" O. Patton *et.al*, 2000); [18] Llanchara, San Juan Bautista, Maynas, Loreto (3° 51' 30.4" S, 73° 24' 35.7" O. Patton *et.al*, 2000); [20] Nina Rumi, San Juan Bautista, Maynas, Loreto (3° 50' 42.5" S, 73° 23' 13.5" O. MUSM 45737, 45742, 45738, 45739, 45743); [22] Nuevo San Juan, Rio Gálvez, Loreto (3° 46' 14.8" S, 73° 16' 49" O. AMNH); [23] Pampa Hermosa, Satipo, Junín (10° 52' 12" S, 74° 51' 8.4" O. MUSM 40780); [24] Pozuzo, Yanahuanca, Oxapampa, Pasco (10° 4' 4.9" S, 75° 33' 6.1" O. MUSM 11013); [25] Requena, Centro de Investigaciones Jenaro Herrera, Loreto (4° 54' 28.5" S, 73° 40' 0.7" O. MUSM 16000, 16001); [26] Reserva Cusco Amazónico, Madre de Dios (12° 32' 26.8" S, 69° 3' 9.5" O. KU 144302, 144304); [28] San Jacinto, Loreto (4° 40' 27.2" S, 73° 57' 33" O. KU 159190); [29] San Ramón, Junín (11° 8' 26.4" S, 75° 24' 40.2" O. MVZ 172649); [34] Tangoshiari, Cusco (12° 44' 8.7" S, 72° 36' 51.4" O. Patton *et.al*, 2000). BRASIL: [1] Alto Rio Urucu, Amazonas (5° 6' 54.5" S, 78° 6' 39" O. Patton *et.al*, 2000); [2] Aripuana, Mato Grosso (10° 10' 30.4" S, 59° 26' 52.4" O. Patton *et.al*, 2000); [3] Rio Juruá, Amazonas (6° 14' 47.3" S, 69° 18' 10.7" O. Patton *et.al*, 2000); [4] Claudia, Mato Grosso (11° 24' 3.4" S, 55° 2' 57.6" O. Patton *et.al*, 2000); [7] Margen Este, Rio Xingú, Pará (1° 20' 6.1" S, 48° 23' 35.6" O. USNM 549528); [9] Fazenda Cafundó, Minas Gerais (15° 58' 60" S, 46° 4' 60" O. Patton *et.al*, 2000); [10] Fazenda Lagoa Bonita, Mato Grosso (22° 15' 51.6" S, 54° 13' 35.6" O. Patton *et.al*, 2000); [11] Fazenda Maringá, Mato Grosso do Sul (23° 24' 4.7" S, 51° 55' 6" O. Patton *et.al*, 2000); [12] Fazenda São Luis, Mato Grosso (10° 24' 5.7" S, 54° 8' 24" O. Patton *et.al*, 2000); [13] Fazenda São Luiz, Pará (2° 25' 19.3" S, 54° 43' 38.8" O. Patton *et.al*, 2000); [16] Igarapé Porongaba, margen derecho Rio Juruá, Acre (8° 39' 41.1" S, 72° 48' 52.8" O. Patton *et.al*, 2000); [19] Mata do Edésio, Minas Gerais (19° 37' 44.9" S, 43° 54' 8.4" O. Patton *et.al*, 2000); [27] Reserva Ecológica Cristalino, Mato Grosso (9° 35' 51" S, 55° 55' 52.8" O. Patton *et.al*, 2000); [31] Seringal Cóndor, margen izquierdo Rio Juruá, Amazonas (7° 53' 56.6" S, 63° 37' 9" O. Patton *et.al*, 2000); [32] Sobral, margen izquierdo Rio Juruá, Acre (9°



1' 25.7" S, 70° 48' 43.2" O. Patton et.al, 2000). BOLIVIA: [8] El Refugio, margen derecho Río Paragua, Santa Cruz (17° 46' 23.1" S, 63° 9' 42.3" O. Patton et.al, 2000); Yucumo, Beni (15° 8' 21" S, 67° 1' 42.9" O. MSB 68480). GUYANA: [33] Surama, Potaro Siparuni, (4° 7' 60" N, 59° 1' 60" O. Patton et.al, 2000). GUYANA FRANCESA: [21] Nouragues (3° 56' 2" N, 53° 7' 32.8" O. Patton et.al, 2000); [30] Saul (3° 51' 37.7" N, 53° 18' 15.4" O. Patton et.al, 2000).

### Gacetero 3

*Oecomys bicolor* s.s (n=50) PERÚ: [1] Bagua, Imaza, Imacita, Comunidad Aguaruna Yamayakat, Imaza, Amazonas (5° 9' 50.8" S, 78° 17' 18.6" O. MUSM 12046, 12047, 12053); [3] Cahuide km 57 carretera Iquitos-Nauta casa de Sra. Gonzales, San Juan Bautista, Loreto (3° 47' 25.3" S, 73° 17' 57.5" O. MUSM 33951 - 33953); [4] Carretera Iquitos-Nauta, km 28.8, San Juan Bautista, Loreto (4° 28' 3" S, 73° 35' 38.3" O. MUSM 34903); [5] Condorcanqui, Nieva, Pto. Tunduzá, Amazonas (4° 36' 3.6" S, 77° 51' 39.7" O. MUSM 16249, 16251 - 16253); [6] Datem del Marañón, Loreto (4° 49' 40.3" S, 76° 33' 13.1" O. Patton et.al, 2000); [8] El Triunfo Km 49.5 carretera Iquitos-Nauta, O del camino, San Juan Bautista, Loreto (3° 46' 33" S, 73° 17' 21.5" O. MUSM 33954); [10] Huampaní, Amazonas (5° 6' 54.5" S, 78° 6' 39" O. Patton et.al, 2000); [12] Llançama, San Juan Bautista, Maynas, Loreto (3° 51' 30.4" S, 73° 24' 35.7" O. Patton et.al, 2000); [14] Mishana, río Nanay, banco sur, chacra de Eva, San Juan Bautista, Loreto (3° 48' 54.8" S, 73° 23' 26.7" O. MUSM 33959, 33960, 33961, 33962); [15] Nina Rumi, San Juan Bautista, Maynas, Loreto (3° 50' 42.5" S, 73° 23' 13.5" O. MUSM 45737, 45742, 45738, 45739, 45743); [16] Nuevo San Juan, Río Gálvez, Loreto (3° 46' 14.8" S, 73° 16' 49" O. AMNH); [19] Requena, Centro de Investigaciones Jenaro Herrera, Loreto (4° 54' 28.5" S, 73° 40' 0.7" O MUSM 16000); [20] Requena, Yaquerana; Río Galvez, San Juan, Yaquerana, Loreto (5° 3' 49.3" S, 73° 51' 22.9" O. MUSM 11208, 11211, 11213, 11215); [22] Río Pucacuro, Collpa Salvador, margen derecha, Tigre, Loreto (2° 33' 0" S, 75° 37' 60" O. MUSM 17606, 17651); [23] San Jacinto, Loreto (4° 40' 27.2" S, 73° 57' 33" O. KU 159190). ECUADOR: [0] Avila Viejo, Orellana (0° 27' 16.3" S, 76° 59' 42.1" O. PUCE 3422); [2] Área Operación AGIP - Bloque 10, Pastaza (1° 29' 17.6" S, 78° 0' 11.2" O. PUCE 9971, 10085); [7] El Kimi, Zamora Chinchipe (4° 3' 56.1" S, 78° 57' 1.3" O. PUCE 15899); [9] Guiyero, Saladero km 34, vía Pompeya - Iro, Aguarico, Orellana (0° 27' 40.9" S, 76° 59' 57.6" O. EPN 10469, 10472, 10545); [11] La Libertad, Parque Nacional Sangay, Méndez, Morona Santiago (2° 43' 53.2" S, 78° 18' 35.5" O. EPN 12176); [13] Machay, Baños, Tungurahua (1° 24' 11.8" S, 78° 16' 57.9" O. MECM 1); [17] Parque Nacional Sangay, Sinaí, Morona Santiago (1° 48' 0" S, 77° 55' 60" O. MECM 4103, 4196, 4242); [18] Parroquia Curaray, Cantón Araujuno, Pastaza (1° 14' 28.8" S, 77° 40' 52.9" O. EPN 2480); [21] Río Conambo, Pastaza (2° 4' 39" S, 76° 15' 15.9" O. EPN 5953); [24] Wisui comunidad, Parroquia Macuma, Taisha, Morona Santiago (2° 20' 24.7" S, 77° 27' 33.6" O. EPN 11949, 11950, 11967).

*Oecomys bicolor* SUR (n=28) PERÚ: [0] Yarinacocha, R Ucayali (8°21' 19.7" S, 74°34' 31.4" O. MUSM 58, 2535); [1] Alegría, Madre de Dios (12° 4' 0" S, 69° 11' 60" O. MUSM 44014); [3] Concesión de Conservación Río La Novia, Purús, Ucayali (9° 46' 17.7" S, 70° 42' 33.9" O. MUSM 44398 - 44400, 44402 - 44404, 44408, , 44580, 44582); [4] Hacienda Amazonia, R. Alto Madre de Dios, frente a Atalaya, Madre de Dios (12° 21' 38.5" S, 71° 2' 8.4" O. MUSM 9215); [6] Reserva Cusco Amazónico, 15 km NE de Puerto Maldonado, Las Piedras, Madre de Dios (12° 32' 26.8" S, 69° 3' 9.5" O. MUSM 6294, 6295, 6299 - 6302, 6306, 6308, 6309, 6313, 6314); [7] Río Manu, Parque Nacional del Manu, Puesto de Vigilancia de Pakitza, Madre de Dios (12° 2' 26.3" S, 71° 43' 22.9" O. MUSM 9216). BRASIL: [2] Barro Vermelho, margen izquierdo Rio Juruá, Amazonas (6° 14' 47" S, 69° 18' 10.7" O. Patton et.al, 2000); [5] Igarapé Porongaba, margen derecha Rio Juruá, Acre (8° 39' 41.1" S, 72° 48' 52.8" O. Patton et.al, 2000); [8] Sobral, margen izquierdo Rio Juruá, Acre (9° 1' 25.7" S, 70° 48' 43.2" O. Patton et.al, 2000).

*Oecomys phaeotis* (n=31) PERÚ [0] Reserva Cusco Amazónico, 15 km NE de Puerto Maldonado, Las Piedras, Madre de Dios (12° 32' 26.8" S, 69° 3' 9.5" O. MUSM 6288, 6290 - 6293, 6296 - 6298, 6303 - 6305, 6307, 6308, 6310, 6312, 6315 , 6317, 6318); [1] Alegría, Madre de Dios (12° 4' 0" S, 69° 11' 60" O. MUSM 43713); [2] Concesión de Conservación Río La Novia, Purús, Ucayali (9° 46' 17.7" S, 70° 42' 33.9" O. MUSM, 44405, 44407, 44409, 44410, 44578, 44579, 44581); [3] Hda. Erika, Río Alto Madre de Dios (12° 21' 38.5" S, 71° 2' 8.4" O. UMMZ 160550); [4] Kirigueti, La Convención, Cusco (11° 34' 24" S, 73° 7' 39.3" O. Patton et.al, 2000); [5] Santuario Nacional Pampa Hermosa, Los Cedros, Chanchamayo, Junín (11° 2' 39.6" S, 75° 28' 9.9" O. MUSM 41306, 41307). BOLIVIA: [6] Yucumo, Beni (15° 8' 21" S, 67° 1' 42.9" O. MSB 68480).

*Oecomys bicolor* BR (n=17) BRASIL: [0] Aripuana, Mato Grosso (10° 10' 30.4" S, 59° 26' 52.4" O. Patton et.al, 2000); [1] Balança Velha, Mato Grosso do Sul (18° 30' 57" S, 53° 7' 53.9" O. Patton et.al, 2000); [2] Claudia, Mato Grosso (11° 24' 3.4" S, 55° 2' 57.6" O. Patton et.al, 2000); [3] Margen Este, Rio Xingú, Pará (1° 20' 6.1" S, 48° 23' 35.6" O. USNM 549528); [5] Fazenda Lagoa Bonita, Mato Grosso (22° 15' 51.6" S, 54° 13' 35.6" O, Patton et.al, 2000); [6] Fazenda Maringá, Mato Grosso do Sul (23° 24' 4.7" S, 51° 55' 6" O. Patton et.al, 2000); [7] Fazenda São Luis, Mato Grosso (10° 24' 5.7" S, 54° 8' 24" O. Patton et.al, 2000); [8] Fazenda São Luiz, Pará (2° 25' 19.3" S, 54° 43' 38.8" O. Patton et.al, 2000); [9] Mata do Edésio, Minas Gerais (19° 37' 44.9" S, 43° 54' 8.4" O. Patton et.al, 2000); [11] Reserva Ecológica Cristalino, Mato Grosso (9° 35' 51" S, 55° 55' 52.8" O. Patton et.al,

2000). BOLIVIA: [4] El Refugio, margen derecho Río Paragua, Santa Cruz (17° 46' 23.1" S, 63° 9' 42.3" O. Patton et.al, 2000). GUYANA: [13] Surama, Potaro Siparuni, (4° 7' 60" N, 59° 1' 60" O. Patton et.al, 2000). GUYANA FRANCESA: [10] Nouragues (3° 56' 2" N, 53° 7' 32.8" O. Patton et.al, 2000); [12] Saul (3° 51' 37.7" N, 53° 18' 15.4" O. Patton et.al, 2000).

*Oecomys species* (Patton et.al, 2000) (n=4) PERÚ: [0] Requena, Centro de Investigaciones Jenaro Herrera, Loreto (4° 54' 28.5" S, 73° 40' 0.7" O MUSM 16001). BRASIL: [1] ] Seringal Cóndor, margen izquierdo Río Juruá, Amazonas (7° 53' 56.6" S, 63° 37' 9" O. Patton et.al, 2000); [2] Lago Vai-Quem-Quer, margen derecho Río Juruá, Amazonas (Patton et.al, 2000); [3] Alto Río Urucu, Amazonas (5° 6' 54.5" S, 78° 6' 39" O. Patton et.al, 2000)

## ANEXO 1: Individuos utilizados para análisis moleculares

**TABLA A1.** Individuos de *Oecomys bicolor* y especies relacionadas utilizadas como grupos externos con información de localidad de captura. \*individuos utilizados en las representaciones filogenéticas (árboles bayesiano y de máxima verosimilitud) codificados según la filogenia representada

Especie	Numero Catalogo	Codigo colector	Código en análisis	Número de Acceso Genbank	Localidad
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 45737	VPT 4486	137_Obicolor_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *	MUSM 45742	VPT 4491	140_Osp_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 45738	VPT 4495	144_Obicolor_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 45739	PSV 027	147_Obicolor_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *	MUSM 45743	PSV 031	151_Osp_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 11013	JLM 132	001_Obicolor_Pasco_Peru		Pasco, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 16000	JAA 238	002_Obicolor_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 16001	JAA 294	004_Obicolor_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *	MUSM 44977	VPT 4439	014_Osp_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *	MUSM 44978	KPB 1666	022_Osp_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys sp.</i>	MUSM 17571	LAC 392			Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MUSM 43188	MDO 656			Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MUSM 17638	LAC 459			Loreto, Perú
<i>Oecomys cf. phaeotis</i> *	MUSM 40780	MPC 1069	051_Ocfphaeotis_Junin_Peru		Junin, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 43189	MDO 678	056_Obicolor_Loreto_Peru		Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	KU 144302	CAS 686		-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	KU 144304	CAS 701	701_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	-	CIT 480		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	CIT 481	481_Obicolor_MatoGrosso_Brasil	-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	CIT 681		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys sp.</i> *	-	CIT 701	701_Osp_MatoGrosso_Brasil	-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	ROM 102970	CJ 10		-	Pará, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	CJ 3		-	Pará, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	ROM 102970	F 36433	433_Obicolor_Siparuni_Guyana	-	Potaro Siparuni, Guyana
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	FC 1694	694_Obicolor_GuyanaFrancesa	-	Nouragues, French Guyana
<i>Oecomys bicolor</i>	-	FC 1695		-	Nouragues, French Guyana
<i>Oecomys bicolor</i>	-	FC 2007		-	Saul, French Guyana
<i>Oecomys bicolor</i> *			ID_Obicolor_Loreto_Peru	-	Loreto, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *			ID_Osp_Loreto_Peru	-	Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	JDA 401	301_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	JDA 403	303_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 43713	MDO 1114	707_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MUSM 44014	MDO 1289	882_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *	MVZ 172649	JLP 13452	452_Osp_Junin_Peru	-	Junin, Perú
<i>Oecomys sp.</i> *	-	JLP 15675	675_Osp_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil

<i>Oecomys bicolor</i> *	-	JLP 15777	777_Obicolor_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 154988	JLP 7341		JQ312122	Amazonas, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 154990	JLP 7354		JQ312123	Amazonas, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 154991	JLP 7360		-	Amazonas, Perú
<i>Oecomys bicolor</i> *	MVZ 154992	JLP 7373	373_Obicolor_Amazonas_Peru	-	Amazonas, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 154997	JLP 7618		JQ312124	Amazonas, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 154999	JLP 7645		AF108699	Amazonas, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 155001	JLP 7690		-	Amazonas, Perú
<i>Oecomys sp.*</i>	-	JUR 354	354_Osp_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil
<i>Oecomys sp.*</i>	-	JUR 480	480_Osp_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	JUR 566	566_Obicolor_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil
<i>Oecomys sp.*</i>	-	LHE 1446	446_Osp_Cusco_Peru	-	Cusco, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LHE 1546		-	Santa Cruz, Bolivia
<i>Oecomys bicolor</i> *	USNM 549528	LHE 592	592_Obicolor_Para_Brasil	-	Pará, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	UFMG 2799	LPC 359		HM594607	Minas Gerais, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 387		-	Minas Gerais, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	LPC 388	388_Obicolor_MinasGerais_Brasil	-	Minas Gerais, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	UFMG 2802	LPC 409		HM594608	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 410		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	UFMG 2804	LPC 422		HM594609	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	LPC 429	429_Obicolor_MatoGrosso_Brasil	-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 442		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 445		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 461		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 197494	LPC 466		HM594613	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 473		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 502		-	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	UFMG 2817	LPC 608	608_Obicolor_MGrossoSul_Brasil	HM594610	Mato Grosso do Sul, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 628		-	Mato Grosso do Sul, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	UFMG 2821	LPC 648		HM594611	Mato Grosso do Sul, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	LPC 649		-	Mato Grosso do Sul, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	LPC 664	664_Obicolor_MGrossoSul_Brasil	-	Mato Grosso do Sul, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	MVZ 197500	LPC 665		HM594612	Mato Grosso do Sul, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	USNM 549529	MDC 611		-	Pará, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	MDC 615		-	Pará, Brasil
<i>Microryzomys minutus</i> *	MVZ 173975	-	Microryzomys_minutus_AmazOccidental_Brasil	AF108698	Amazonia Occidental, Brasil
<i>Oecomys sp.</i>	-	MNFS 118		-	Amazonas, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	MNFS 1260	260_Obicolor_Acre_Brasil	-	Acre, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i>	-	MNFS 1261		-	Acre, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	MNFS 1499	499_Obicolor_Acre_Brasil	-	Acre, Brasil
<i>Oecomys bicolor</i> *	-	MNFS 749	749_Obicolor_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil
<i>Oecomys sp.*</i>	INPA	MNFS 87	087_Osp_Amazonas_Brasil	-	Amazonas, Brasil
<i>Neacomys musseri</i> *	AMNH 272676	RSV 2049	Neacomys_musseri_Cusco_Peru	KX792075	Cusco, Perú

<i>Oecomys sp.*</i>	MSB 68480	NK 25371	371_Osp_Beni_Bolivia	KT737233	Beni, Bolivia
<i>Oecomys bicolor*</i>	KU 144314	NW 609	609_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	KU 144327	NW 692		-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys sp.*</i>	KU 159190	NW 827	827_Osp_Loreto_Peru	-	Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	AMNH	RSV 2046		-	Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor*</i>			Obicolor_Cusco_Peru	-	Cusco, Perú
<i>Oecomys bicolor*</i>			PP_Obicolor_Cusco_Peru	-	Cusco, Perú
<i>Oecomys cf. mamorae*</i>	MSB 57379	NK 15027	Oecomys_cfmamorae_AltoParaguay_Peru	KT737230	Alto Paraguay, Perú
<i>Oecomys cf. mamorae</i>	MSB 63355	NK 21912		KT737229	Chuquisaca, Bolivia
<i>Oecomys cleberi*</i>	UFMG 2799	LPC 359	Oecomys_cleberi_MinasGerais_Brasil	HM594607	Minas Gerais, Brasil
<i>Oecomys cleberi</i>	-	LPC 409		HM594608	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys cleberi</i>	MSB 57118	NK 14413		KT737236	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys mamorae*</i>	PZ 316	-	Oecomys_mamorae_LaPaz_Bolivia	KT737225	La Paz, Bolivia
<i>Oecomys mamorae</i>	PZ 94	-		KT737226	La Paz, Bolivia
<i>Oecomys paricola*</i>	MVZ 197508	LPC 570	Oecomys_paricola_MatoGrosso_Brasil	HM594593	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys paricola</i>	UFES 1438	RGR 348		HM594590	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys rex*</i>	INPA 2588	CS 6	Oecomys_rex_Para_Brasil	KT737237	Pará, Brasil
<i>Oecomys rex</i>	USNM 549530	LHE 573		KT737238	Pará, Brasil
<i>Oecomys roberti*</i>	-	-	Oecomys_roberti_Cusco_Peru	-	Cusco, Perú
<i>Oecomys roberti</i>	UFPB 388	-		FJ361071	Brasil
<i>Oecomys rutilus</i>	MNHN 3236	FC 1896		AJ496309	French Guyana
<i>Oecomys rutilus*</i>	-	FC 1915	Oecomys_rutilus_GuyanaFrancesa	AJ496311	French Guyana
<i>Oecomys sp. franciscorum*</i>	MVZ 198028	JLP 16963	Oecomys_franciscorum_MatoGrosso_Brasil	KT737231	Mato Grosso, Brasil
<i>Oecomys sp. franciscorum*</i>	MACN 26663	JSB 2016	Oecomys_franciscorum_Chaco_Argentina	KT737232	Chaco, Argentina
<i>Oecomys superans*</i>	-	-	Oecomys_superans_Cusco_Peru	-	Cusco, Perú
<i>Oecomys superans*</i>	MUSM 14242	JJR 502	Oecomys_superans__Cusco_Peru	-	Cusco, Perú
<i>Oecomys sydandersoni*</i>	USNM 588189	LHE 1407	Oecomys_sydandersoni_SantaCruz_Bolivia	KT737235	Santa Cruz, Bolivia
<i>Oecomys sydandersoni</i>	USNM 584557	LHE 1506		KT737234	Santa Cruz, Bolivia
<i>Oryzomys macconnelli</i>	-	-		EU579484	Amazonia Occidental, Brasil
<i>Oryzomys macconnelli</i>	-	-		GU126538	Amazonia Occidental, Brasil
<i>Oecomys sp.*</i>	UMMZ 160550	PM 5031	031_Osp_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor*</i>	KU 144322	RMT 3926	926_Obicolor_MadredeDios_Peru	-	Madre de Dios, Perú
<i>Oecomys bicolor*</i>	KU 158191	RMT 4051	051_Obicolor_Loreto_Peru	-	Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	AMNH	RSV 2070		-	Loreto, Perú
<i>Oecomys bicolor</i>	AMNH	RSV 2099		-	Loreto, Perú
<i>Thomasomys taczanowskii*</i>	-	TEL 2254	Thomasomys_taczanowskii_Carchi_Ecuador	KR818879	Carchi, Ecuador
<i>Oecomys roberti*</i>	-	-	Oecomys_roberti_nd	-	n/d

## ANEXO 2: Variación ontogénica y de dimorfismo sexual en *Oecomys bicolor*

**TABLA A2.** Prueba MANOVA con Trazo de Pillai evaluando el efecto de la edad en la especie *O. bicolor* de la amazonia occidental de Perú y Ecuador utilizando 13 mediciones cráneo dentales. Var= variable cráneo- dental. F= Estadístico F. Para significado de abreviaturas ir a sección materiales y métodos. Se muestra en negrita los valores significativos obtenidos en la prueba  $p < 0.05$ .

Var	MANOVA	Pillai
	F	
LC	13.321	<b>0.0003</b>
LCI	15.933	<b>0.0001</b>
LD	17.619	<b>4.69E-05</b>
LFI	6.310	<b>0.013</b>
AFI	2.741	0.099
AP	0.101	0.750
LN	23.811	<b>2.77E-06</b>
AMO	21.279	<b>8.66E-06</b>
AC	0.423	0.516
AB	3.594	0.059
LO	18.847	<b>2.64E-05</b>
LFM	20.258	<b>1.38E-05</b>
AFM	2.995	0.085

**TABLA A3.** Prueba de ANOVA con análisis Tukey's Post Hoc comparando clases de edad en la especie *Oecomys bicolor* de la amazonia occidental de Perú y Ecuador utilizando 13 mediciones cráneo dentales. Var= variable cráneo- dental. F= Estadístico F. Para significado de abreviaturas ir a sección materiales y métodos. Se muestra en negrita los valores significativos obtenidos en la prueba  $p < 0.05$ .

Var	ANOVA	Tukey									
	F	1/2	1/3	1/4	1/5	2/3	2/4	2/5	3/4	3/5	4/5
LC	8.541	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.004</b>	0.997	0.819	0.999	0.895	0.999	0.988
LCI	8.732	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.024</b>	0.996	0.236	0.999	0.289	0.997	0.612
LD	10.79	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.999	0.413	0.949	0.418	0.964	0.994
LFI	6.048	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.002</b>	<b>0.002</b>	0.939	0.991	0.960	0.999	0.817	0.893
AFI	3.781	<b>0.006</b>	<b>0.002</b>	<b>0.010</b>	0.256	0.999	0.997	0.996	0.999	0.991	0.983



AP	0.801	0.602	0.562	0.464	0.983	1.000	0.988	0.986	0.982	0.986	0.937
LN	10.941	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.999	0.869	0.194	0.890	0.194	0.607
AMO	4.521	0.976	0.292	0.242	<b>0.006</b>	0.230	0.258	<b>0.004</b>	0.978	0.071	0.256
AC	11.562	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.076	0.852	0.958	0.250	0.999	0.491	0.582
AB	1.641	0.986	0.998	0.697	0.965	0.996	0.154	0.780	0.194	0.852	0.996
LO	8.155	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.999	0.296	0.727	0.319	0.774	0.999
LFM	5.929	<b>0.009</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.020</b>	0.890	0.190	0.875	0.470	0.983	0.989
AFM	1.973	0.219	0.067	0.142	0.878	0.963	0.976	0.979	0.999	0.893	0.900

---